

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RITA MELO FRANCO SANTOS

DESCRIÇÃO COMPARATIVA DOS BICOS DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* LIGHTFOOT, 1786 E *Octopus vulgaris* CUVIER, 1797 (CEPHALOPODA: INCIRRATA): EVIDÊNCIAS DE ADAPTAÇÕES AMBIENTAIS

PONTAL DO PARANÁ

2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RITA MELO FRANCO SANTOS

DESCRIÇÃO COMPARATIVA DOS BICOS DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* LIGHTFOOT, 1786 E *Octopus vulgaris* CUVIER, 1797 (CEPHALOPODA: INCIRRATA): EVIDÊNCIAS DE ADAPTAÇÕES AMBIENTAIS

Monografia apresentada à disciplina
Monografia como requisito parcial à
conclusão do curso de Oceanografia,
Setor de Ciências da Terra,
Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Érica A. González Vidal

PONTAL DO PARANÁ

2010

TERMO DE APROVAÇÃO

Rita Melo Franco Santos

“Descrição comparativa dos bicos de paralarvas de *Argonauta nodosa* Lightfoot, 1786 e *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Incirrata) : Evidências de adaptações ambientais e evolutivas ”

Monografia aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de Bacharel em Oceanografia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:


Dra. Roberta Aguiar dos Santos-CEPSUL/IBAMA


MSc. Sibelle Trevisan Disaró-CEM/UFPR


Prof. Dr. Maurício Garcia de Camargo-CEM/UFPR


Prof.^a Dr.^a Érica Alves González Vidal-CEM/UFPR
Presidente

Pontal do Paraná, 17 de dezembro de 2010.

Aos meus pais, Iara e Rui, e à minha irmã, Lili,
pelo apoio e amor incondicional.

“I’ve got nothing but affection for them who’ve
sailed with me” (Bob Dylan).

AGRADECIMENTOS

À minha família, presente fisicamente ou em espírito, que foi o meu porto seguro todos esses anos longe de casa e, especialmente, à minha mãe, que é tudo na minha vida; ao meu pai, que sempre me apoiou em todas as minhas loucuras e me ama com todos meus defeitos, e que soube me perdoar a cada erro; e à minha irmã, a quem infelizmente assisti crescer de longe. Às cachorras também, por todo o amor que me foi retribuído.

Ao meu amor, Ciro, pela companhia nas horas fáceis e difíceis, momentos compartilhados, apoio à distância e pelo carinho, amor e dedicação constante.

À família de Curitiba, que me acolheu tantas vezes em que precisei tirar uma folga de Pontal, pelo carinho imenso e disposição constante em receber uma pessoa a mais na sua rotina, sempre com um sorriso no rosto.

Às amigas de infância, Chris, Arina, Lorenza, Paula, Nanda, Vivi e Gal, a família que escolhi, que sabem mais sobre mim do que eu mesma, e das quais infelizmente pareço estar sempre longe.

À professora Dr^a Érica Vidal, que sempre me tratou com muito respeito, antes e durante a minha orientação, que me incentivou e ensinou o que sei sobre os tão queridos cefalópodes, e com a qual compartilhei tantas opiniões e anseios.

Ao professor Dr. José Guilherme Bersano, pesquisador dos bichinhos que dominam o mundo aquático, pelas incontáveis ajudas com lupas, microscópios e programas de imagens de computador e pelas divertidas conversas.

Aos professores Dr. Frederico Brandini e Dr. Maurício Camargo, com os quais aprendi sobre tantas coisas não somente acadêmicas e tive longas conversas sobre os mais variados assuntos, momentos de “pure enlightenment”. Ao professor Maurício em especial, pela paciência de santo que teve comigo durante essa metade de década em que me ajudou com problemas, dúvidas, reclamações e pedidos diversos.

Ao professor Dr. Luiz Mafra, pelos empréstimos do microscópio estereoscópico.

À professora Sibelle Disaró e ao oceanógrafo Daniel Vicente Pupo, do Laboratório de Foraminíferos e Micropaleontologia Ambiental do CEM, UFPR, pela ajuda em fotografar o material deste estudo.

A todos os outros professores, com os quais também aprendi muito, especialmente sobre a vida “profissional”, mesmo quando a convivência não foi das melhores ou mais fáceis.

À Dona Izis, querida secretária, pela ajuda de todas as horas.

Às técnicas de laboratório Celene e Waleska, por toda a ajuda que me foi dada e pela companhia e risadas durante o trabalho prático.

A todos os funcionários do CEM, pela ajuda quando requisitada.

Ao funcionário da Biblioteca de História Natural do Smithsonian Institution, Richard Greene, que presenteou a minha pesquisa com livros chave, sem os quais jamais poderia ter feito o trabalho que fiz.

À Universidade Federal do Paraná, pelas bolsas de Monitoria e ao CNPq, pela bolsa de Iniciação Científica.

Aos amigos espalhados pelo mundo, que levaram consigo um pedaço de mim e me espalharam pelos quatro cantos e sete mares; e aos de Pontal, Paulina Parafina, Raquel, Bruna, Breno, Felipe e Vader, sem os quais não teria agüentado sequer um inverno. Em especial à Quel, que me agüentou diariamente durante o último e pior ano, e com quem compartilhei sonhos, anseios, risadas, lágrimas e uma vasta gama de momentos felizes e tristes.

Às colegas do futebol, que me permitiram ficar em sã consciência (ou não) pelo menos uma vez por semana durante os cinco anos de Pontal.

Ao querido instrutor de mergulho Chris Blondeau, que me abriu as portas pro mundo subaquático e “showed me the ropes”. Em especial por ter sido o primeiro a me apresentar ao mundo dos cefalópodes, ao permitir que eu o ajudasse a dissecar um polvo após um mergulho.

À minha professora de environmental systems, Laura Verhegge, por despertar em mim o fascínio pelo estudo ambiental.

Meus mais sinceros agradecimentos!

“Il y a trois sortes d’Hommes: les Vivants, les Mortes et Ceux qui vont sur la Mer”
Existem três tipos de pessoas: as vivas, as que estão mortas, e as que vão pro mar.
Platão, em Diálogo de Crítias”

RESUMO

Estudos sobre as estruturas bucais e suas funções em paralarvas de cefalópodes são inexistentes na literatura e fundamentais para uma maior compreensão da ecologia e biologia destes animais. O objetivo deste estudo é examinar a morfologia e morfometria do bico de paralarvas de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris* e assim comparar as características das estruturas destes com as possíveis adaptações ambientais das espécies. Foram examinados os bicos de 32 paralarvas de *A. nodosa* com comprimento do manto (CM) entre 0,96mm e 8,16mm, obtidas em arrastos de plâncton na costa sul e sudeste do Brasil, com rede Bongo de 60cm de diâmetro e 300µm de malha, entre 1984 e 1997. Foram examinadas os bicos de 32 paralarvas de *O. vulgaris* entre 1,68 e 3,40mm de CM obtidas de um cultivo realizado no Instituto Espanhol de Oceanografia em Vigo, Espanha. Imagens digitais foram obtidas para posterior medição das estruturas das mandíbulas superior (capuz, rostro, amplitude da mandíbula, abertura da parede lateral, comprimento e largura) e inferior (capuz, rostro, amplitude da mandíbula, abertura da asa, comprimento e largura da asa e comprimento da crista e da base). Os valores foram comparados contra o comprimento do manto (CM) da paralarva através de regressão linear para determinar o crescimento relativo das estruturas e comparados entre si através de teste t para avaliar possíveis diferenças entre as espécies. Entre 20 e 32 dentes foram contados nas mandíbulas de *A. nodosa* e entre 20 e 34 nas de *O. vulgaris*, sendo que as espécies não apresentaram padrão claro de dentição. A pigmentação das mandíbulas aumenta em intensidade e área de ocorrência à medida que as paralarvas se desenvolvem, e esse processo é mais rápido e intenso em *A. nodosa*. Na mandíbula inferior das duas espécies é possível notar a presença de uma fenda, que sugere o não colabamento do rostro. O aspecto geral das mandíbulas variou bastante entre as espécies: o CM foi semelhante, entretanto, quase todas as estruturas medidas em *A. nodosa* apresentaram médias maiores que as de *O. vulgaris*. Este é o primeiro relato na literatura sobre dentes na mandíbula superior de paralarvas de *A. nodosa*. As mandíbulas de paralarvas, apesar de exibirem partes típicas do bico de um adulto, apresentam formato diferente. O capuz e as paredes laterais na mandíbula superior e o capuz e as asas na mandíbula inferior são as estruturas mais robustas do bico e possuem função importante na alimentação, uma vez que seu rápido crescimento permite adequação à ingestão de fragmentos de alimento maiores à medida que o animal cresce. Durante o desenvolvimento as mandíbulas se tornam mais robustas e aptas para a predação em ambientes competitivos, conferindo uma vantagem adaptativa aos adultos. A estrutura mandibular de *A. nodosa* e de *O. vulgaris* está relacionada à sua estratégia de alimentação e reflete tanto a evolução dos cefalópodes quanto o ambiente no qual estes estão inseridos. As paralarvas de espécies atuais conservaram características das mandíbulas de cefalópodes ancestrais. Os resultados obtidos representam informações importantes e inéditas sobre a morfologia funcional dos bicos nos primeiros estágios do ciclo de vida das espécies estudadas.

Palavras-chave: Cefalópodes. Paralarva. Bico. *Argonauta nodosa*. *Octopus vulgaris*.

ABSTRACT

Information on the buccal structures and their associated function in cephalopod paralarvae are unknown in the literature and fundamental to a better understanding of the ecology and biology of these animals. The aim of this study is to examine the morphology and morphometry of the beaks of *Argonauta nodosa* and *Octopus vulgaris*, and compare their characteristics with the environmental adaptations exhibited by these species. The study examined beaks from 32 paralarvae of *A. nodosa* with mantle length (ML) between 0,96 and 8,16mm, obtained from plankton tows between 1984 and 1997 off southern Brazil, with 60cm diameter and 300µm mesh size Bongo nets. The study also examined beaks from 32 paralarvae of *O. vulgaris* with ML between 1,68 and 3,40mm, obtained from a rearing experiment at the Spanish Institute of Oceanography in Vigo, Spain. Digital images were taken for later measurement of the structures of the upper (hood, rostrum, jaw amplitude, lateral walls' opening, length and width) and lower (hood, rostrum, jaw amplitude, wing opening, wing length and width and crest and base length) jaws. The structures of the beaks were compared against the mantle length (ML) of paralarvae through linear regression, so as to determine the relative growth of the structures. Also, the structures were compared against each other through T- tests, in order to identify differences between *A. nodosa* e *O. vulgaris*. Between 20 and 32 teeth were counted on *A. nodosa*'s jaws, and between 20 and 34 on *O. vulgaris*, and neither showed a clear dentition pattern. This is the first report on the presence of teeth in the upper jaw of *A. nodosa* paralarvae. Jaw pigmentation becomes more intense and spread out as paralarvae develop, and this process is faster and more conspicuous in *A. nodosa*. In both species the lower jaws showed a tiny opening, suggesting a division in the rostrum, as if it was not completely fused by the chitin layers at the time, an ancestral characteristic of cephalopods' jaws. The general aspect of the jaws varied considerably between the species. Almost all measured structures from *A. nodosa* showed higher mean values when compared to *O. vulgaris* of similar ML. Although the jaws of paralarvae exhibit typical parts of an adult's beak, their format is distinct from that of the latter. The hood and lateral walls in the upper jaw and the hood and wings in the lower jaw are the most robust structures within the beak, and play a key role in feeding. Due to their rapid growth they allow the ingestion of greater food particles as the animal grows. Paralarvae of modern cephalopod species retained some characteristics of ancestral cephalopods' jaws, but during their ontogeny the mandibles become more robust and fit for predation, an adaptive advantage to adults. The jaw structure of *A. nodosa* and *O. vulgaris* is related to the feeding strategy of each species and reflects both the cephalopod evolution throughout time and the environment in which they live. The results of this study represent important and exclusive information on the functional morphology of the beak during the first stages of the life cycle of *A. nodosa* and *O. vulgaris*.

Key words: Cephalopod. Paralarvae. Beak. *Argonauta nodosa*. *Octopus vulgaris*.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

| | |
|---|----|
| Figura 1 – Diagrama esquemático da massa bucal de <i>Octopus vulgaris</i> , com a indicação dos principais componentes..... | 4 |
| Figura 2 – Mandíbulas superior (a) e inferior (b) de paralarva, com indicação das medidas tomadas. | 11 |
| Figura 3 – Detalhe de desgaste nos dentes da mandíbula superior de um exemplar de <i>Argonauta nodosa</i> de 2,60mm de CM..... | 14 |
| Figura 4 – Fotografias mostrando a ontogenia das mandíbulas superior e inferior de paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> com CM entre 0,96 e 7,22mm. Escalas nas imagens..... | 17 |
| Figura 5 – Desenho esquemático mostrando a ontogenia das mandíbulas superior e inferior de paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> com CM entre 0,96 e 7,22mm. Escalas = 500µm | 18 |
| Figura 6 – Regressão linear para o comprimento do manto (CM) e as estruturas da mandíbula superior de paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> | 21 |
| Figura 7 – Regressão linear para o comprimento do manto (CM) e as estruturas da mandíbula inferior de paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> | 24 |
| Figura 8 – Detalhe de desgaste ou erosão (setas) nos dentes da mandíbula inferior de um exemplar de <i>Octopus vulgaris</i> de 2,06mm de CM..... | 26 |
| Figura 9 – Fotografias mostrando a ontogenia das mandíbulas superior e inferior de paralarvas de <i>Octopus vulgaris</i> com CM entre 1,68 e 3,28mm. Escala nas imagens | 28 |
| Figura 10 – Desenho esquemático mostrando a ontogenia das mandíbulas superior e inferior de paralarvas de <i>Octopus vulgaris</i> com CM entre 1,68 e 3,28mm. Escalas: mandíbulas superiores = 200µm e mandíbulas inferiores = 100µm..... | 29 |
| Figura 11 – Regressão linear para o comprimento do manto (CM) e as estruturas da mandíbula superior de paralarvas de <i>Octopus vulgaris</i> | 32 |
| Figura 12 – Regressão linear para o comprimento do manto (CM) e as estruturas da mandíbula inferior de paralarvas de <i>Octopus vulgaris</i> | 35 |
| Figura 13 – Mandíbulas superiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 1,67mm e 1,68mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 36 |

| | |
|---|----|
| Figura 14 – Mandíbulas superiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 2,60mm e 2,71mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 37 |
| Figura 15 – Mandíbulas superiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 3,14mm e 3,28mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 38 |
| Figura 16 – Teste t comparando as médias das estruturas da mandíbula superior entre paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> e <i>Octopus vulgaris</i> . | 40 |
| Figura 17 - Mandíbulas inferiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 1,67mm e 1,68mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 41 |
| Figura 18 - Mandíbulas inferiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 2,60mm e 2,65mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 42 |
| Figura 19 - Mandíbulas inferiores de paralarvas de (a) <i>Argonauta nodosa</i> e de (b) <i>Octopus vulgaris</i> de 3,14mm e 3,28mm CM, respectivamente. Escala nas imagens. | 43 |
| Figura 20 – Teste t comparando as médias das estruturas da mandíbula inferior entre paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> e <i>Octopus vulgaris</i> . | 45 |
| Figura 21 – Desenvolvimento evolucionário do necton e os tipos de ambientes ocupados pelos cefalópodes. | 47 |
| Figura 22 – Detalhe do não colabamento do rostro, indicado pelo círculo, em paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> (1,18mm e 2,60mm) e <i>Octopus vulgaris</i> (3,40mm). Escala: 200µm | 55 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1: Comprimento do manto (CM), data de coleta, e sexo (F= fêmea; M= macho; I= indeterminado) das 32 paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> utilizadas para extração de bicos | 6 |
| Tabela 2: Comprimento do manto (CM), idade e data de coleta de paralarvas de <i>Octopus vulgaris</i> utilizadas para extração de bicos..... | 8 |
| Tabela 3: Valores dos parâmetros “b”, “a” e “R ² ” obtidos na regressão linear e dos parâmetros “n”, “gl”, “t _s ” e “t _(0,01) ” obtidos no teste t (intervalo de confiança de 99%) para as mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) de <i>Argonauta nodosa</i> | 20 |
| Tabela 4: Valores dos parâmetros “b”, “a” e “R ² ” obtidos na regressão linear e dos parâmetros “n”, “gl”, “t _s ” e “t _(0,01) ” obtidos no teste t (intervalo de confiança de 99%) para as mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) de <i>Octopus vulgaris</i> | 31 |
| Tabela 5: Valores médios das estruturas das mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) e p-valor do teste t entre paralarvas de <i>Argonauta nodosa</i> e <i>Octopus vulgaris</i> .. | 39 |

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| 1 INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.1 OBJETIVOS | 5 |
| 1.1.1 Objetivos gerais | 5 |
| 1.1.2 Objetivos específicos | 5 |
| 2 MATERIAIS E MÉTODOS | 6 |
| 2.1 COLETA PRÉVIA DE PARALARVAS E IDENTIFICAÇÃO | 6 |
| 2.1.1 <i>Argonauta nodosa</i> | 6 |
| 2.1.2 <i>Octopus vulgaris</i> | 7 |
| 2.2 EXTRAÇÃO DOS BICOS | 8 |
| 2.3 FOTOS DE MICROSCOPIA DIGITAL | 9 |
| 2.4 MORFOLOGIA E MORFOMETRIA DOS BICOS | 10 |
| 2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA | 12 |
| 2.6 ANÁLISE COMPARATIVA DOS BICOS DE <i>A. nodosa</i> E <i>O. vulgaris</i> | 12 |
| 3 RESULTADOS | 13 |
| 3.1 <i>Argonauta nodosa</i> | 14 |
| 3.1.1 Descrição morfológica dos bicos | 14 |
| 3.1.2 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula superior | 20 |
| 3.1.2.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC) | 20 |
| 3.1.2.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR) | 20 |
| 3.1.2.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM) | 20 |
| 3.1.2.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Parede Lateral (APL) | 20 |
| 3.1.2.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Mandíbula Superior (CMS). | 20 |
| 3.1.2.6 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Largura da Mandíbula Superior (LMS) | 21 |
| 3.1.3 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula inferior | 23 |
| 3.1.3.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC) | 23 |
| 3.1.3.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR) | 23 |
| 3.1.3.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM) | 23 |
| 3.1.3.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Asa (AA) | 23 |
| 3.1.3.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Asa (CA) | 23 |

| | |
|--|----|
| 3.1.3.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Asa (LA) | 24 |
| 3.1.3.7 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Crista (CCR) | 24 |
| 3.1.3.8 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Base | 24 |
| 3.2 <i>Octopus vulgaris</i> | 26 |
| 3.2.1 Descrição morfológica dos bicos | 26 |
| 3.2.2 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula superior | 31 |
| 3.2.2.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC) | 31 |
| 3.2.2.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)..... | 31 |
| 3.2.2.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM) | 31 |
| 3.2.2.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Parede Lateral (APL) | 31 |
| 3.2.2.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Mandíbula Superior (CMS).. | 31 |
| 3.2.2.6 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Largura da Mandíbula Superior (LMS) | 32 |
| 3.2.3 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula inferior | 34 |
| 3.2.3.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC) | 34 |
| 3.2.3.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)..... | 34 |
| 3.2.3.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM) | 34 |
| 3.2.3.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Asa (AA) | 34 |
| 3.2.3.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Asa (CA) | 34 |
| 3.2.3.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Asa (LA) | 35 |
| 3.2.3.7 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Crista (CCR) | 35 |
| 3.2.3.8 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Base | 35 |
| 3.3 Comparação das estruturas das mandíbulas superior e inferior entre <i>Argonauta nodosa</i> e <i>Octopus vulgaris</i> | 37 |
| 3.3.1 Mandíbula superior | 37 |
| 3.3.1.1 Comprimento do Manto (CM) | 39 |
| 3.3.1.2 Comprimento do Capuz (CC) | 39 |
| 3.3.1.3 Comprimento do Rostro (CR) | 39 |
| 3.3.1.4 Amplitude da Mandíbula (AM) | 39 |
| 3.3.1.5 Abertura da Parede Lateral (APL) | 40 |
| 3.3.1.6 Comprimento da Mandíbula Superior (CMS) | 40 |
| 3.3.1.7 Largura da Mandíbula Superior (LMS) | 40 |
| 3.3.2 Mandíbula inferior | 42 |

| | |
|---|----|
| 3.3.2.1 Comprimento do Manto (CM) | 44 |
| 3.3.2.2. Comprimento do Capuz (CC) | 44 |
| 3.3.2.3 Comprimento do Rostro (CR) | 44 |
| 3.3.2.4 Amplitude da Mandíbula (AM) | 44 |
| 3.3.2.5 Abertura da Asa (AA) | 45 |
| 3.3.2.6 Comprimento da Asa (CA) | 45 |
| 3.3.2.7 Largura da Asa (LA) | 45 |
| 3.3.2.8 Comprimento da Crista (CCR) | 45 |
| 3.3.2.9 Comprimento da Base (CBS) | 45 |
| 4 DISCUSSÃO | 46 |
| 5 CONCLUSÕES | 63 |
| 6 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS | 65 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 66 |

1 INTRODUÇÃO

Os cefalópodes são animais que exercem grande fascínio sobre o homem, tanto pela inteligência quanto pela capacidade de aprendizagem. Sua habilidade críptica, que gera padrões de coloração complexos com agilidade, faz deles os camaleões do mar, altamente adaptados ao ambiente em que vivem. Podem ser encontrados desde as regiões tropicais até os pólos, em diversos tipos de ambientes marinhos (Hanlon e Messenger, 1996), como recifes de corais, piscinas intertidais, na coluna d'água ou associados ao fundo, em zonas hidrotermais (Tunnicliffe, 1988) e, até mesmo, nas profundezas do oceano. Entre os cefalópodes estão as lulas, os nautilus, as sépias e os polvos.

Os polvos possuem oito braços e nenhum tentáculo (octopodiformes) e podem ser encontrados entre 60°N e 50°S (Voight, 1998). São animais semelpáreos e vivem, em geral, de 1 a 2 anos. Após a desova ocorre a morte do indivíduo (Calow, 1987). O desenvolvimento embrionário pode durar de alguns dias (ovos pequenos se desenvolvendo em altas temperaturas) até um ou mais anos (ovos grandes se desenvolvendo em baixas temperaturas) (Boletzky, 2003).

Os polvos bentônicos possuem duas estratégias de vida bem marcadas (Boletzky, 1977b, 1992), ou geram poucos ovos de grande tamanho ou muitos ovos pequenos. A primeira resulta em indivíduos bem desenvolvidos após a eclosão, muito semelhantes aos adultos e que adotam o hábito bentônico dos adultos; e a segunda resulta em indivíduos planctônicos e semi-transparentes, os quais ocupam nichos ecológicos distintos dos adultos (Villanueva e Norman, 2008).

Um termo importante que deve ser definido é o de 'paralarva', que se baseia em critérios ecológicos, como habitat e estratégia de vida. Paralarva se refere ao cefalópode em desenvolvimento pós-embrionário, que apresenta hábito planctônico em águas próximas à superfície durante o dia e um modo de vida distinto daquele dos adultos (Young e Harman, 1988).

As paralarvas de cefalópodes são predadores ativos, e refinam seu repertório comportamental, hábito alimentar e estratégia de predação ao longo de experiências individuais, lidando com presas e possíveis predadores (Boletzky, 2003). Segundo Villanueva e Norman (2008), a quantidade, diversidade e ampla distribuição geográfica das paralarvas de *Octopus* faz delas importantes predadores das

comunidades planctônicas. A escolha da presa está relacionada ao tamanho e disponibilidade desta e ao tamanho das paralarvas, sendo que muitos cefalópodes adultos são generalistas (Hanlon e Messenger, 1996).

O principal objetivo deste estudo é examinar a morfologia e morfometria de uma das estruturas bucais, o bico, em paralarvas de *Argonauta nodosa* (Argonautidae) e de *Octopus vulgaris* (Octopodidae), de forma a contrastar as características deste com as possíveis adaptações ambientais de cada espécie.

Os Argonautidae são polvos pelágicos, cuja característica mais marcante é o forte dimorfismo sexual nas fases iniciais do ciclo de vida (Lamprell *et al.*, 2001). Nas paralarvas de *Argonauta nodosa* o sexo pode ser diferenciado observando-se os braços do indivíduo. Nos machos o terceiro braço esquerdo se enrola sobre si mesmo, formando o hectocotilo, estrutura modificada para a reprodução. Nas fêmeas o primeiro par de braços é modificado nas extremidades, e se desenvolve para secretar uma concha externa ocupada por estas. As conchas são também utilizadas para carregar os ovos produzidos pelas fêmeas (Sweeney *et al.*, 1992), uma forma de cuidado parental desenvolvido pela espécie (Young, 1972; Nesis, 1987). Segundo Nesis (1977), as fêmeas da espécie começam a reproduzir cedo e, em contraste com a grande maioria (se não todas) de fêmeas de cefalópodes, elas não morrem após a primeira desova, mas continuam crescendo e reproduzindo por um longo tempo. Os machos adultos são anões, e durante a cópula o hectocotilo se solta e é armazenado junto ao corpo da fêmea. *Argonauta nodosa* pode ser encontrado nas camadas superficiais de ambientes oceânicos tropicais e subtropicais do mundo inteiro (Clarke, 1986). No sul do Brasil, na região de Cabo Santa Marta Grande (29°S), Vidal, Haimovici e Hackbart (2010a) observaram que machos juvenis e adultos e fêmeas juvenis ocorrem simultaneamente em áreas de alimentação, sendo estas regiões caracterizadas por ressurgências sazonais, picnoclinas acentuadas e altas concentrações de clorofila-a. As maiores densidades ocorreram sobre a plataforma interna. Pouco se sabe sobre a ecologia desta espécie, que utiliza seus órgãos táteis, os braços, para levar à boca qualquer presa que entre em contato com eles (Lacaze-Duthiers, 1892; Young, 1960), como salpas, águas-vivas (Wood, 1995) e pterópodes (Okutani, 1960), presas incomuns para outros cefalópodes. Heeger, Piatkowski e Möller (1992) encontraram evidências de que *Argonauta argo* também se alimente de águas-vivas. De acordo com Nesis

(1977) *A. nodosa* provavelmente se alimenta durante o dia em águas subsuperficiais.

A família Octopodidae é a maior e mais importante entre os octopodiformes, e uma das quatro mais importantes dentre os cefalópodes no que se refere à exploração comercial e ao potencial pesqueiro. *Octopus vulgaris* é um dos recursos marinhos mais importantes do mundo, e devido às suas características biológicas (como alta taxa de crescimento), ao amplo mercado consumidor e ao alto valor de mercado, é um forte candidato à produção pela aquicultura (Vaz-Pires, Seixas e Barbosa, 2004). Esta espécie é cosmopolita e pode ser encontrada em águas costeiras entre 55°N e 40°S (Mangold, 1983) no Atlântico leste e oeste, mares Mediterrâneo e do Caribe, Golfo do México, sul do Japão, oeste do Pacífico, Ilhas Canárias, de Açores, Cabo Verde, Santa Helena, Tristão da Cunha e regiões do Oceano Índico (Guerra *et al.*, 2010). A subfamília Octopodinae é, em geral, uma das maiores contribuidoras de larvas para o meroplâncton (Sweeney *et al.*, 1992).

De acordo com Otero *et al.* (2008) existe uma relação entre as fases iniciais do ciclo de vida de *Octopus vulgaris* e eventos de ressurgência na Galícia, Espanha. Estes autores acreditam que a sobrevivência das paralarvas da espécie é influenciada pela frequência e intensidade das ressurgências (González *et al.*, 2005), sendo favorecida pela entrada de nutrientes de águas oceânicas adjacentes de subsuperfície, que aumenta a produtividade primária e tem um efeito positivo nos níveis tróficos seguintes, contribuindo indiretamente para a sobrevivência das paralarvas. O mesmo ambiente de ressurgência e consequente aumento de produtividade biológica em áreas de alimentação de paralarvas e juvenis de *O. vulgaris* também foi descrito por Faure *et al.* (2000) para a região do Banco Arguin, Mauritânia, e por Moreno *et al.* (2009) para a costa de Portugal, indicando que as paralarvas desta espécie estão normalmente associadas a condições oceanográficas de alta produção planctônica em regiões costeiras.

Os cefalópodes se utilizam da coroa de braços e tentáculos e de suas ventosas e ganchos para capturar e manipular suas presas (Young, Vecchione e Donovan, 1998). Após a captura o bico e a rádula entram em ação para tirar pedaços das presas, fatiando-as, ou até mesmo para perfurar conchas, como é o caso do *Octopus vulgaris* (Nixon, 1980). A massa bucal (Figura 1), que se localiza na base da coroa de braços, é uma estrutura grande e complexa, compreendendo o bico (estrutura quitinosa) e os músculos a ele associados, a rádula, a papila salivar,

as glândulas salivares e seus ductos e a glândula submandibular (Hanlon e Messenger, 1996).

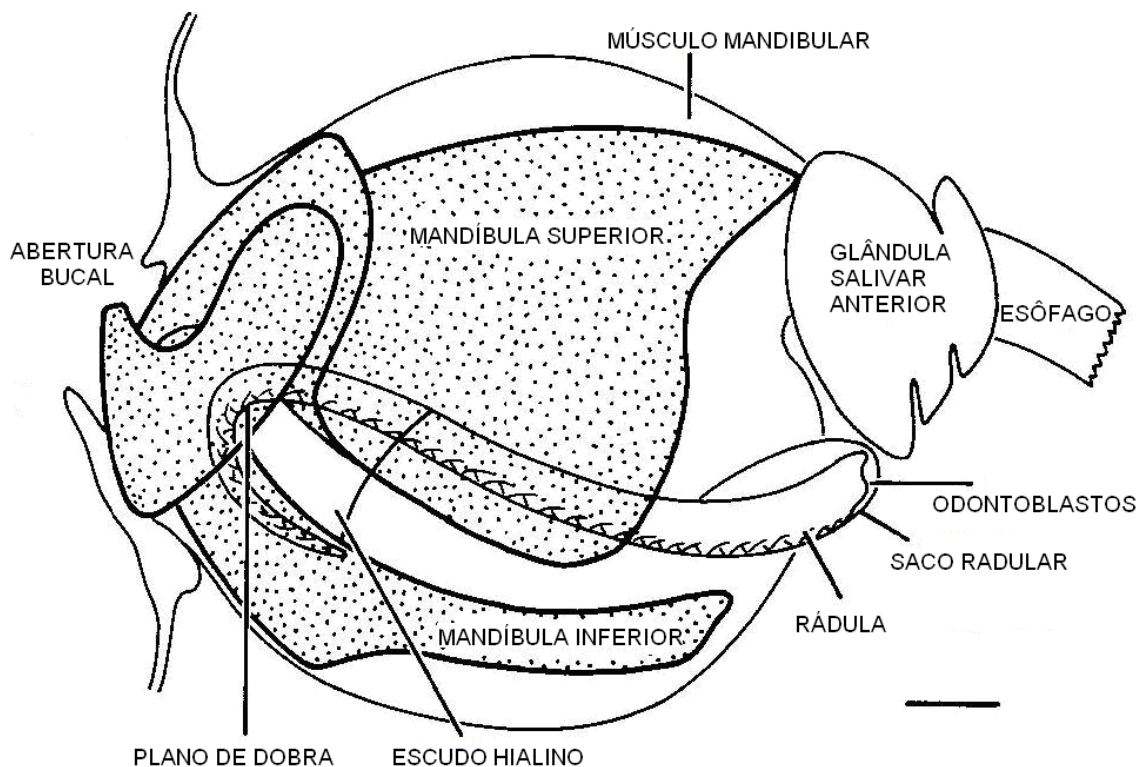


FIGURA 1 - DIAGRAMA ESQUEMÁTICO DA MASSA BUCAL DE *Octopus vulgaris*, COM A INDICAÇÃO DOS PRINCIPAIS COMPONENTES. ESCALA = 2mm
 FONTE: Adaptado de NIXON (1998)

O bico, formado pelas mandíbulas inferior e superior (Figura 1), possui uma musculatura massiva (Kear, 1994), utilizada como uma poderosa estrutura para dilacerar pequenos pedaços de tecidos de suas presas. As mandíbulas são diferentes uma da outra, tanto na morfologia quanto na função - a inferior suporta os músculos que controlam o movimento da superior, de forma que o alimento seja fatiado pelo movimento da segunda sobre a primeira (Raya e Hernández-González, 1998). Suas estruturas primárias são o capuz, rostro, crista, parede lateral e asas (Clarke, 1986). De acordo com Hernández-García, Piatkowski e Clarke (1998) o capuz é uma das partes mais robustas do bico da lula *Todarodes sagittatus*, cujo rápido crescimento ao longo do desenvolvimento permitirá a ingestão de pedaços maiores das presas. O capuz recobre um dos músculos do bico e atua como área de suporte para o mesmo que, por sua vez, envolve as paredes laterais. Estas últimas também crescem rápido e influenciam no tamanho do pedaço ingerido, uma vez que a sua amplitude determinará o espaço disponível a ser ocupado pelo esôfago. A

crista e as asas também são áreas de inserção de massas musculares responsáveis pelo suporte dos movimentos de ambas as mandíbulas, e crescem rapidamente como o capuz e as paredes laterais. Já o rostro, por agir como um elemento fatiador, e por sofrer erosão ao longo do desenvolvimento, apresenta um crescimento mais lento que as outras estruturas. Resultados semelhantes foram obtidos por Hernández-García (2003) para a lula *Todaropsis eblanae*.

Estudos sobre as estruturas do aparato bucal e suas funções em paralarvas de cefalópodes são inexistentes na literatura, e fundamentais para uma maior compreensão da ecologia e biologia desses animais.

Através de observações da morfologia e morfometria dos bicos dos octopodiformes *A. nodosa* e *O. vulgaris*, que ocupam os distintos ecossistemas costeiro e oceânico, respectivamente, espera-se inferir se essas estruturas estão relacionadas ao tipo de presa disponível e às características destes como, por exemplo, o tamanho da cadeia trófica e número de nichos.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivos gerais

Descrever a morfologia e a morfometria dos bicos de paralarvas de *Argonauta nodosa* (Argonautidae) e de *Octopus vulgaris* (Octopodidae), comparando as estruturas e relacionando-as às adaptações ambientais de cada espécie.

1.1.2 Objetivos específicos

- Descrever a morfologia geral, pigmentação, formato e presença/ausência de dentes nas mandíbulas superior e inferior dos bicos de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris*;
- Comparar intra e interespecificamente os bicos das duas espécies avaliadas quanto à sua morfologia e função e relacionar as possíveis diferenças encontradas com o tipo de ambiente no qual estão inseridas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 COLETA PRÉVIA DE PARALARVAS E IDENTIFICAÇÃO

2.1.1 *Argonauta nodosa*

As paralarvas de *Argonauta nodosa* foram coletadas durante vários cruzeiros realizados entre 1984 e 1997 em arrastos de plâncton na costa sul e sudeste do Brasil, com rede tipo Bongo de 60cm de diâmetro e 300µm de malha. Posteriormente às coletas, as paralarvas foram fixadas em formol 4%. O material foi guardado por um período entre 13 e 26 anos antes de ser analisado.

Os dados de identificação, data de coleta, sexo e comprimento de manto (CM) para as 32 paralarvas de *Argonauta nodosa* utilizadas estão relacionados na Tabela 1.

Tabela 1: Comprimento do manto (CM), data de coleta, e sexo (F= fêmea; M= macho; I= indeterminado) das 32 paralarvas de *Argonauta nodosa* utilizadas para extração de bicos

| Identificação | Dia de coleta | CM (mm) | Sexo |
|---------------|---------------|---------|------|
| Bico 1 | 21/12/1985 | 8,16 | F |
| Bico 2 | 21/11/1989 | 7,22 | F |
| Bico 3 | 21/12/1985 | 5,49 | M |
| Bico 4 | 10/10/1987 | 5,07 | M |
| Bico 5 | 10/10/1987 | 4,68 | F |
| Bico 6 | 21/12/1985 | 4,71 | M |
| Bico 7 | 26/11/1989 | 3,61 | M |
| Bico 8 | 11/12/1985 | 3,14 | F |
| Bico 9 | 10/10/1987 | 2,34 | M |
| Bico 10 | 11/10/1987 | 1,95 | F |
| Bico 11 | 01/07/1991 | 1,48 | I |
| Bico 12 | 13/10/1987 | 1,24 | I |
| Bico 13 | 01/07/1991 | 1,09 | I |
| Bico 46 | 22/01/1987 | 1,48 | I |
| Bico 47 | 10/10/1987 | 1,56 | F |
| Bico 48 | 01/07/1991 | 1,95 | F |
| Bico 49 | 09/12/1997 | 1,90 | M |
| Bico 50 | 09/12/1997 | 2,60 | F |
| Bico 51 | 12/01/1984 | 1,18 | I |
| Bico 52 | 12/01/1984 | 0,96 | I |
| Bico 53 | 12/01/1984 | 1,31 | I |
| Bico 54 | 12/01/1984 | 1,40 | I |
| Bico 55 | 12/01/1984 | 1,69 | I |

Tabela 1: Comprimento do manto (CM), data de coleta, e sexo (F= fêmea; M= macho; I= indeterminado) das 32 paralarvas de *Argonauta nodosa* utilizadas para extração de bicos (continuação)

| Identificação | Dia de coleta | CM (mm) | Sexo |
|---------------|---------------|---------|------|
| Bico 56 | 12/01/1984 | 1,56 | I |
| Bico 57 | 12/01/1984 | 1,54 | I |
| Bico 58 | 12/01/1984 | 1,42 | I |
| Bico 59 | 12/01/1984 | 1,36 | I |
| Bico 60 | 12/01/1984 | 1,64 | I |
| Bico 61 | 12/01/1984 | 1,47 | I |
| Bico 62 | 12/01/1984 | 1,67 | I |
| Bico 63 | 12/01/1984 | 1,62 | I |
| Bico 64 | 12/01/1984 | 1,38 | I |

2.1.2 *Octopus vulgaris*

As paralarvas de *Octopus vulgaris* foram obtidas a partir de cultivo realizado no Instituto Espanhol de Oceanografia (IEO) em Vigo, na Espanha. As paralarvas foram cultivadas em tanques circulares pretos de 85 cm de diâmetro e volume de 500 L. A densidade larval foi de 10 indivíduos L⁻¹ (5000 paralarvas por tanque). A temperatura média foi mantida entre 21 e 22°C e a salinidade oscilou entre 34 e 35. Uma iluminação contínua de 800 a 1000 lux foi provida ao tanque através de duas lâmpadas fluorescentes de 36 W.

A dieta das paralarvas recém-eclodidas consistiu de *Artemia* (1,5 – 2mm), cultivada com *Isochrysis galbana* e posteriormente enriquecida durante 24 horas com *Nannochloropsis* sp. *Artemia* enriquecida foi adicionada (3 a 4 vezes por dia) a densidades de 0,5 presas ml⁻¹ até o 11º dia e de 0,2 presas ml⁻¹ nos dias seguintes. A *Artemia* foi cultivada no próprio laboratório com 300.000 células ml⁻¹ de *Isochrysis galbana* durante quatro dias e posteriormente enriquecida durante 24 horas com 10 milhões de células ml⁻¹ de *Nannochloropsis* sp.

Um sistema de água verde foi utilizado. Durante a primeira semana os cultivos de 1 milhão de células de *Nannochloropsis* sp. ml⁻¹ foram mantidos em um sistema de circulação fechada de água com leve aeração central. A partir do oitavo dia o circuito de água foi parcialmente aberto (4 horas dia⁻¹) a cada dois dias.

As paralarvas foram coletadas ao acaso dos tanques de cultivo nas idades de 0, 4, 7-8, 15-16, 22-23, 29-30 e 35-36 dias, preservadas em pequenos eppendorfs em formol de 4-6% neutralizado, e enviadas pelo correio para a Profª Drª Érica Vidal.

O bico de cada uma das 32 paralarvas de *O. vulgaris* utilizadas está identificado na Tabela 2 quanto à idade em cultivo, data de coleta e CM.

Tabela 2: Comprimento do manto (CM), idade e data de coleta de paralarvas de *Octopus vulgaris* utilizadas para extração de bicos

| Identificação | Idade (dias) | Data de coleta | CM (mm) |
|---------------|--------------|----------------|---------|
| Bico 14 | 35/36 | 19/04/2010 | 2,85 |
| Bico 15 | 29/30 | 13/04/2010 | 2,85 |
| Bico 16 | 22/23 | 06/04/2010 | 2,71 |
| Bico 17 | 15/16 | 30/03/2010 | 2,57 |
| Bico 18 | 7/8 | 22/03/2010 | 2,25 |
| Bico 19 | 4 | 18/03/2010 | 2,12 |
| Bico 20 | 0 | 05/03/2010 | 1,75 |
| Bico 21 | 35/36 | 19/04/2010 | 2,71 |
| Bico 22 | 35/36 | 19/04/2010 | 3,40 |
| Bico 23 | 35/36 | 19/04/2010 | 3,13 |
| Bico 24 | 29/30 | 13/04/2010 | 2,90 |
| Bico 25 | 29/30 | 13/04/2010 | 2,87 |
| Bico 26 | 29/30 | 13/04/2010 | 3,08 |
| Bico 27 | 22/23 | 06/04/2010 | 2,88 |
| Bico 28 | 22/23 | 06/04/2010 | 2,74 |
| Bico 29 | 22/23 | 06/04/2010 | 2,71 |
| Bico 30 | 15/16 | 30/03/2010 | 2,80 |
| Bico 31 | 15/16 | 30/03/2010 | 2,65 |
| Bico 32 | 15/16 | 30/03/2010 | 2,71 |
| Bico 33 | 7/8 | 22/03/2010 | 2,29 |
| Bico 34 | 7/8 | 22/03/2010 | 2,61 |
| Bico 35 | 7/8 | 22/03/2010 | 2,32 |
| Bico 36 | 4 | 18/03/2010 | 1,87 |
| Bico 37 | 4 | 18/03/2010 | 2,06 |
| Bico 38 | 4 | 18/03/2010 | 2,19 |
| Bico 39 | 0 | 05/03/2010 | 1,68 |
| Bico 40 | 0 | 05/03/2010 | 1,84 |
| Bico 41 | 0 | 05/03/2010 | 1,87 |
| Bico 42 | 35/36 | 19/04/2010 | 3,28 |
| Bico 43 | 35/36 | 19/04/2010 | 3,03 |
| Bico 44 | 35/36 | 19/04/2010 | 2,90 |
| Bico 45 | 29/30 | 13/04/2010 | 3,06 |

2.2 EXTRAÇÃO DOS BICOS

Foram utilizados os bicos de 64 paralarvas, sendo extraídos 32 bicos de cada uma das espécies. Para *A. nodosa* o CM variou entre 0,96 e 8,16 mm, e para *O. vulgaris* entre 1,68 e 3,40mm.

A extração foi realizada de acordo com a metodologia descrita por Clarke (1986). A massa bucal foi obtida descartando-se a região do manto das paralarvas e expondo o restante a uma solução de 30% hipoclorito de sódio e 70% de água destilada, capaz de dissolver a musculatura e extrair o bico. Foi necessário um cuidado visual com a fase de imersão, uma vez que o hipoclorito de sódio pode alterar a pigmentação dos bicos, além de deixá-los frágeis e suscetíveis à quebra.

Dissolvida a musculatura, os bicos foram imersos em água destilada em uma lâmina escavada para a obtenção de imagens digitais, e manuseados com micropinças, de forma a não danificá-los.

Após a obtenção de imagens os bicos foram armazenados em álcool 70%, de acordo com a recomendação de Clarke (1986).

2.3 FOTOS DE MICROSCOPIA DIGITAL

Imagens digitais foram obtidas através de equipamento para captura de imagens Olympus modelo SC20-GA, acoplado a um microscópio estereoscópico Olympus modelo SZX7 ou a um microscópio Olympus modelo BX41, dependendo do tamanho do bico a ser fotografado. Os equipamentos utilizados pertencem ao Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná (UFPR).

Diferentes aumentos foram utilizados para as imagens, obedecendo-se o tamanho e a forma dos bicos, sendo que os ângulos da imagem, a luminosidade e a manipulação foram escolhidos conforme as necessidades do foco de visualização específicas para cada mandíbula, onde o CM da paralarva e a integridade das estruturas foram os fatores determinantes do aumento.

A captação das imagens para ambas as mandíbulas foi de orientação ventral e dorsal para análise das estruturas, devido à dificuldade de manuseio e de se manter os bicos na posição lateral. As medidas foram adquiridas através da projeção de retas sobre essas imagens pelo software de domínio público NIH Image (na sua versão para Windows, Scion Image versão 4.0.3.2, disponibilizada pela Scion Corporation e acessível em <http://www.scioncorp.com/>).

2.4 MORFOLOGIA E MORFOMETRIA DOS BICOS

A descrição morfológica das mandíbulas superior e inferior foi feita através de observações visuais durante a extração das mesmas e de imagens obtidas de acordo com o item 2.3. Algumas medidas de morfometria foram obtidas através de retas sobrepostas nas imagens com o auxílio do Programa Scion Image.

Devido à grande diferença morfológica encontrada entre os bicos de paralarvas e de adultos não foi possível utilizar todas as medidas definidas por Clarke (1986) para caracterizar o bico de um indivíduo adulto, sendo algumas destas adaptadas ao formato das paralarvas e outras sugeridas pela autora especialmente para os bicos das paralarvas. Todas as medidas foram tomadas em apenas duas dimensões. Na mandíbula superior foram obtidas as seguintes medidas (Figura 2a):

- (a) Comprimento do capuz (CC): reta que une o ápice do rostro na região anterior da mandíbula ao ponto apical do capuz em sua região aboral;
- (b) Comprimento do rostro (CR): reta que une o ápice do rostro a um ponto na reta da amplitude da mandíbula (AM), de modo que seja formado um ângulo de 90° ;
- (c) Amplitude da mandíbula (AM): reta que une os pontos onde inicia-se a protrusão do rostro;
- (d) Abertura da parede lateral (APL): reta que une os pontos mais extremos (região anterior) da base das paredes laterais;
- (e) Comprimento da mandíbula superior (CMS): reta que une o ponto extremo da região posterior da mandíbula superior ao ponto que forma um ângulo de 90° com a reta da APL;
- (f) Largura da mandíbula superior (LMS): reta que une os pontos mais extremos da parede lateral quando se visualiza a região dorsal da mandíbula superior.

Na mandíbula inferior foram obtidas as seguintes medidas (Figura 2b):

- (a) Comprimento do capuz (CC): reta que une o ápice do rostro ao ponto mais extremo do capuz na região posterior do bico;
- (b) Comprimento do rostro (CR): reta que une o ápice do rostro ao ponto que forma um ângulo de 90° com a linha que define a amplitude da mandíbula (AM);
- (c) Amplitude da mandíbula (AM): reta que une os pontos onde inicia-se a protrusão do rostro ou onde começa a dentição (caso ela exista);

- (d) Abertura da asa (AA): reta que une os pontos na base das asas, onde estas se elevam para formação do rosto;
- (e) Comprimento da asa (CA): reta que une o ponto mais extremo da asa, na região anterior da mandíbula, ao ponto em que esta se encontra com a parede lateral e inicia a elevação para a região do capuz;
- (f) Largura da asa (LA): reta que une os pontos laterais mais extremos da asa, desde o ponto onde termina a reta da abertura da asa (AA) até o ponto (encontrado através de uma reta tangente, caso não estejam em um ângulo raso) que limita a região externa da asa;
- (g) Comprimento da crista (CCR): reta que une o ponto na linha traçada entre os dois pontos mais extremos onde se inicia o rosto (e aonde começa a dentição) à crista (reentrância das paredes laterais na região posterior do bico), formando um ângulo de 90° ;
- (h) Comprimento da base (CBS): reta que une o ponto na linha traçada entre os dois pontos mais extremos da asa (continuação a reta que define o ponto mais anterior da asa ao medir CA) ao ponto na linha traçada entre os dois pontos mais extremos da região posterior do bico, formando um ângulo de 90° .

Além das medidas acima citadas, também foram contados o número de dentes presentes em ambas as mandíbulas.

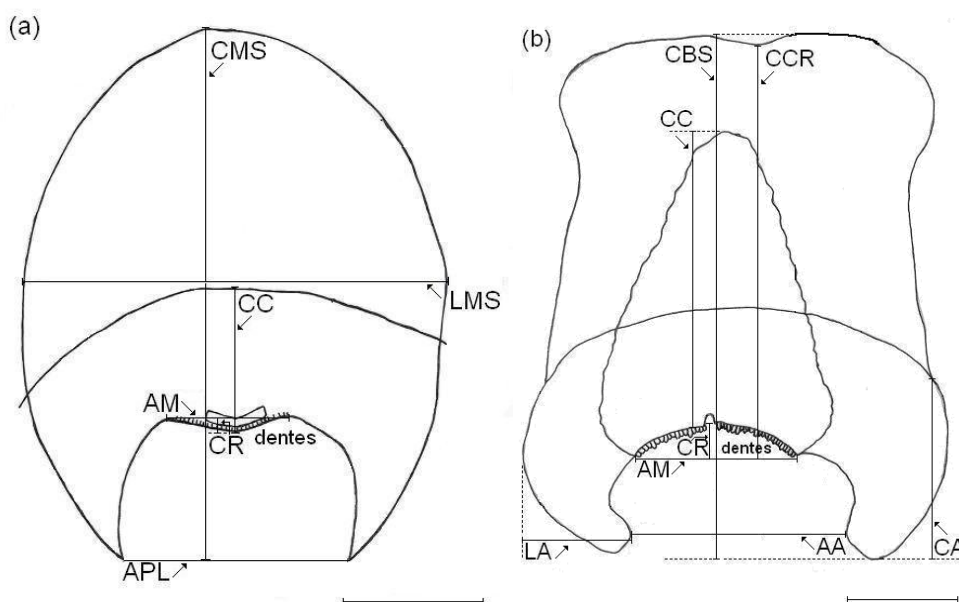


FIGURA 2 – DESENHO ESQUEMÁTICO DAS MANDÍBULAS SUPERIOR E INFERIOR DE PARALARVA. a) MANDÍBULA SUPERIOR: CC = COMPRIMENTO DO CAPOZ; CR = COMPRIMENTO DO ROSTRO; AM = AMPLITUDE DA MANDÍBULA; APL = ABERTURA DA PAREDE LATERAL; CMS = COMPRIMENTO DA MANDÍBULA SUPERIOR; LMS = LARGURA DA MANDÍBULA SUPERIOR. b) MANDÍBULA INFERIOR: CC = COMPRIMENTO DO CAPOZ; CR =

COMPRIMENTO DO ROSTRO; AM = AMPLITUDE DA MANDÍBULA; AA = ABERTURA DA ASA; CA = COMPRIMENTO DA ASA; LA = LARGURA DA ASA; CCR = COMPRIMENTO DA CRISTA; CBS = COMPRIMENTO DA BASE. OS DENTES PRESENTES NAS PARALARVAS ESTÃO IDENTIFICADOS EM (a) E (b). ESCALA = 100 μ m

2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O crescimento relativo das estruturas dos bicos em relação ao CM foi obtido pela relação potencial entre os valores dessas medições, descrita pela equação alométrica $Y = aX^b$, onde “Y” é o comprimento das diferentes estruturas do bico, “a” é a intercepção sobre o eixo Y, “X” é o CM, e “b” é o coeficiente de crescimento relativo (ou coeficiente de alometria). As variáveis foram transformadas para logaritmo neperiano (LN), gerando a equação linear $LN(Y) = LN(a) + b*LN(X)$. Os gráficos, equação linear, coeficientes de correlação e determinação e reta de regressão linear foram obtidos através do software livre R. Para testar se as retas de regressão linear obtidas para cada gráfico de crescimento relativo foram estatisticamente diferentes de zero (não seriam retas verticais), e se aquelas com coeficiente de alometria maior que um eram estatisticamente diferentes de um (o que indicaria crescimento isométrico) foi utilizado o teste de significância de declividade de Sokal e Rohlf (1981).

Os valores obtidos na medição de cada estrutura dos bicos foram submetidos ao teste t de Student, através do software livre R, para verificar possíveis diferenças nas médias de cada variável entre as duas espécies avaliadas.

2.6 ANÁLISE COMPARATIVA DOS BICOS DE *A. nodosa* E *O. vulgaris*

Os bicos de cada uma das espécies estudadas foram comparados intraespecífica e interespecificamente quanto à sua morfologia, morfometria e função. Foram observadas características como a forma, tamanho, padrão de pigmentação, formato das estruturas e presença/ausência de dentes.

3 RESULTADOS

3.1 *Argonauta nodosa*

3.1.1 Descrição morfológica dos bicos

Um total de 32 bicos de paralarvas de *Argonauta nodosa* com CM entre 0,96 e 8,16mm foram extraídos, dos quais 31 mandíbulas superiores e 29 mandíbulas inferiores foram medidas de acordo com o item 2.4 e os valores obtidos utilizados nas análises estatísticas, com exceção da medição do comprimento do capuz (CC), que foi obtida a partir de 26 mandíbulas superiores e 27 mandíbulas inferiores.

Durante a extração dos bicos observou-se que as bordas externas de ambas as mandíbulas também são bastante finas, flexíveis e frágeis.

Os valores de comprimento (CMS) e largura (LMS) da mandíbula superior variaram entre 240,16µm e 243,41µm e entre 2473,40µm e 2623,25µm, respectivamente, e o valor de comprimento da base (CBS) para a mandíbula inferior variou entre 270,65µm e 2837,76µm.

Dentes serrilhados foram observados em 24 das 31 mandíbulas superiores, contabilizando entre 20 e 30 dentes nas 17 imagens em que era possível contá-los, e em 21 das 29 mandíbulas inferiores, contabilizando entre 20 e 32 dentes nas 14 imagens em que era possível contá-los. Na maioria das imagens os dentes apresentavam coloração semelhante à presente na região do capuz, mas em algumas encontravam-se incolores ou gastos (Figura 3). De acordo com as imagens analisadas não parece haver um padrão claro de dentição para a espécie, uma vez que os indivíduos apresentaram dentes de tamanho, formato, coloração e em quantidade distintos entre si.



FIGURA 3 – DETALHE DE DESGASTE NOS DENTES DA MANDÍBULA SUPERIOR DE UM EXEMPLAR DE *Argonauta nodosa* DE 2,60mm DE CM

Ao longo do desenvolvimento podemos observar um aumento na pigmentação (em área de cobertura e intensidade) da mandíbula superior de *Argonauta nodosa*. O formato se altera, uma vez que as paredes laterais sofrem pequeno afunilamento em direção à porção posterior da mandíbula e a região interna da mesma tem o seu formato próximo a um cilindro alterado para algo mais elíptico. Os dentes diminuem em número e extensão até sumirem, a partir de 3,14mm CM. Há também um aumento na protrusão do rostro (Figuras 4 e 5). Já na mandíbula inferior podemos observar, além da progressão da pigmentação da mesma, o colabamento do rostro, isto é, o fechamento de uma aparente fenda; um alongamento progressivo da porção posterior do capuz em direção à região posterior da mandíbula; o desenvolvimento da asa, que se projeta verticalmente; a diminuição dos dentes em paralarvas de CM a partir de 3,14mm, até que os mesmos desapareçam por completo; e a protrusão constante do rostro (Figuras 4 e 5). Em ambas as mandíbulas foi possível observar, a partir de 0,96mm CM na superior e de 2,60mm CM na inferior, as linhas de crescimento do animal, chegando a ser possível contá-las sem auxílio de microscópio em alguns casos, de tão nítidas.

Em paralarvas de 0,96mm CM ambas as mandíbulas apresentam dentes serrilhados e pigmentação em tom alaranjado claro, restrita à região da amplitude da mandíbula (AM) e estendendo-se um pouco pela região anterior do capuz, formando um padrão semelhante à letra “V” (Figuras 4a, 4j, 5a e 5j). Na mandíbula inferior pode-se notar a presença de uma fenda na região do rostro, indicando que este não se encontra totalmente colabado, isto é, fusionado. Em paralarvas deste tamanho já é possível observar anéis de crescimento na mandíbula superior.

Em paralarvas de 1,31mm CM a pigmentação escurece um pouco e preenche o espaço vazio que antes formava o padrão em “V” da coloração na mandíbula superior. Dentes ainda estão presentes, e a fenda no rostro da mandíbula inferior encontra-se um pouco mais fechada, mas não completamente (Figuras 4b, 4l, 5b e 5l).

Em paralarvas de 1,67mm CM a pigmentação das mandíbulas se intensifica, porém ainda restringindo-se à região anterior do capuz e rostro (Figuras 4c, 4m, 5c e 5m).

Em paralarvas de 2,60mm CM os dentes das mandíbulas apresentam-se bem gastos, quase inexistentes (Figura 3). A pigmentação começa a apresentar uma mistura de tons alaranjado claro e escuro, possuindo um tom avermelhado na mandíbula superior e alaranjado claro e escuro na inferior, sendo que em ambas há um aumento na área de pigmentação, que se estende para a região posterior do capuz. Os anéis de crescimento da mandíbula inferior começam a se mostrar nítidos, e os da superior ficam tão marcados que é quase possível contá-los a olho nu (Figuras 4d, 4n, 5d e 5n).

Em paralarvas de 3,14mm CM a mandíbula inferior começa a apresentar uma forma mais tridimensional, sendo que as paredes laterais, em sua região posterior, apresentam formato mais convexo (ou curvilíneo), e as asas começam a se projetar verticalmente, o que faz com que a mandíbula eleve-se e ganhe certa altura. Já não se nota mais a presença de dentes nas mandíbulas. O padrão da pigmentação na mandíbula inferior assemelha-se a um “M”, a área de coloração vermelho escuro, sendo que a região dentro dos limites externos se dá em tom alaranjado – facilitando a percepção da fenda no rostro. A mandíbula superior já começa a apresentar afunilamento das paredes laterais em direção à região posterior, e a pigmentação ocupa pouco mais da metade anterior do capuz e o rostro, sendo que a porção

central desta área apresenta-se em tom vermelho escuro e preto e a região externa a esta em tom alaranjado (Figuras 4e, 4o, 5e e 5o).

Em paralarvas de 3,61mm CM a região pigmentada aumenta nas mandíbulas, chegando a ocupar quase toda a região do capuz na mandíbula superior, que apresenta uma região central em forma de “V” de coloração vermelho escuro. A região mais anterior do capuz apresenta coloração vermelha e a região mais posterior apresenta coloração alaranjada (Figuras 4f, 4p, 5f e 5p).

Em paralarvas de 4,71mm CM parece ocorrer o fechamento da fenda no rostro da mandíbula inferior, entretanto a coloração do rostro nesta região indica que o nível de quitinização é menor que no restante da estrutura. A pigmentação desta mandíbula é visível por todo o capuz e em direção à asa, apresentando tonalidade vermelho escuro na região anterior do capuz e rostro e mudando para vermelho claro, alaranjado e amarelo bem claro em direção à região posterior do capuz e em direção às asas. Na mandíbula superior a pigmentação aparece em todo o capuz em tonalidade vermelho escuro e vermelho claro (Figuras 4g, 4q, 5g e 5q).

Em paralarvas de 7,22mm CM a região do rostro e capuz da mandíbula superior parece um pouco mais larga, e a pigmentação continua restrita a essa área. Na mandíbula inferior a pigmentação começa a aparecer na região da asa e se torna mais intensa na faixa central do capuz (Figuras 4h, 4r, 5h e 5r).

Em paralarvas de 8,16mm CM é possível observar que a protrusão do rostro é bem distinta daquela encontrada nas paralarvas de CM menor. Na mandíbula inferior também é nítida a maior protrusão de rostro em relação aos outros CM (Figuras 4i, 4s, 5i e 5s).

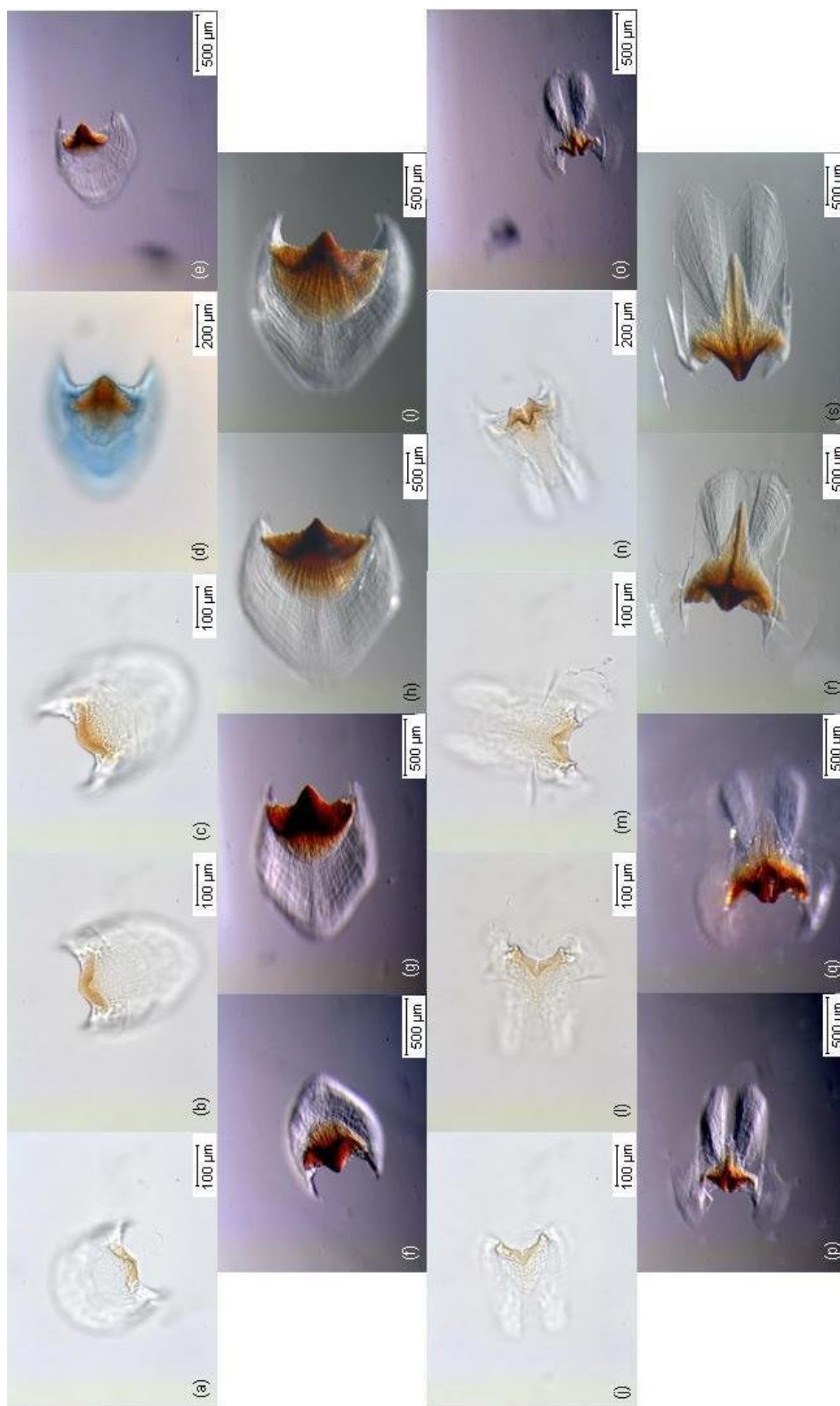


FIGURA 4 – FOTOGRAFIAS MOSTRANDO A ONTOGENIA DAS MANDÍBULAS SUPERIOR (DE (a) ATÉ (i)) E INFERIOR (DE (j) ATÉ (s)) DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* COM CM ENTRE 0,96 E 7,22mm. (a) E (j) 0,96mm CM; (b) E (l) 1,31mm CM; (c) E (m) 1,67mm CM; (d) E (n) 2,60mm CM; (e) E (o) 3,14mm CM; (f) E (p) 3,61mm CM; (g) E (q) 4,71mm CM; (h) E (r) 7,22mm CM; (i) E (s) 8,16mm CM. ESCALAS NAS IMAGENS

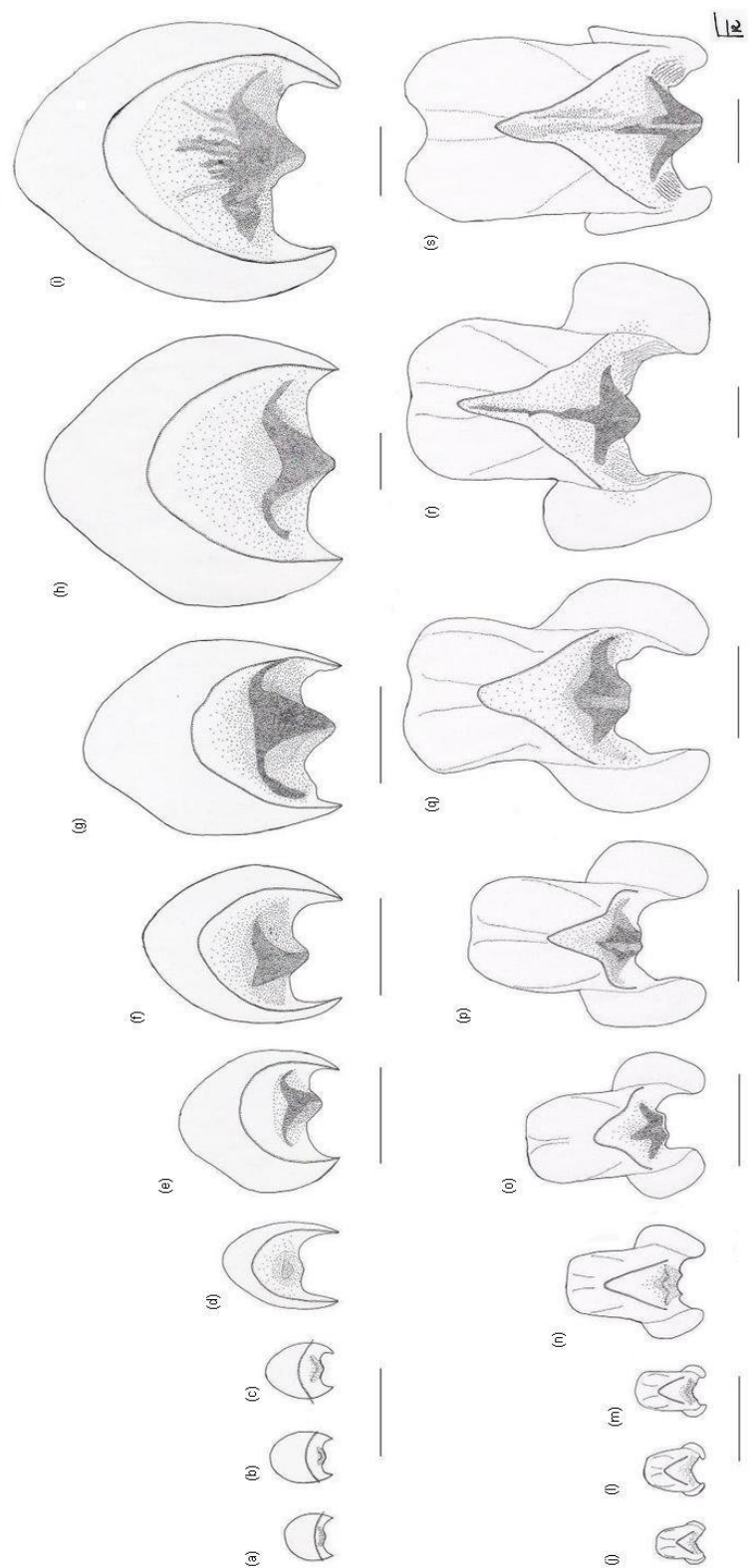


FIGURA 5 – DESENHO ESQUEMÁTICO MOSTRANDO A ONTOGENIA DAS MANDÍBULAS SUPERIOR (DE (a) ATÉ (i)) E INFERIOR (DE (j) ATÉ (s)) DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* COM COMPRIMENTO DE MANTO (CM) ENTRE 0,96 E 7,22mm. (a) E (j) 0,96mm CM; (b) E (k) 1,31mm CM; (c) E (l) 1,67mm CM; (d) E (m) 2,60mm CM; (e) E (n) 3,14mm CM; (f) E (o) 3,61mm CM; (g) E (p) 4,71mm CM; (h) E (q) 7,22mm CM; (i) E (r) 8,16mm CM. ESCALAS = 500µm

3.1.2 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula superior

3.1.2.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC)

O valor do coeficiente alométrico, 1,734, demonstra que o comprimento do capuz cresce mais rápido que o CM (Figura 6a). Através do teste de significância confirmou-se que a declividade da reta foi significativamente diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.2.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)

O comprimento do rostro apresentou crescimento mais rápido que o verificado para o CM, uma vez que o coeficiente alométrico foi de 1,665 (Figura 6b). A declividade da reta foi submetida a teste de significância, e foi verificado que seu valor é significativamente diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.2.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM)

O coeficiente alométrico de 0,75 obtido na regressão linear entre amplitude da mandíbula e CM indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 6c). A declividade da reta, submetida a teste de significância, foi significativamente diferente de zero (Tabela 3).

3.1.2.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Parede Lateral (APL)

O coeficiente alométrico de 0,994 obtido pela regressão linear para o crescimento da abertura da parede lateral em relação ao do CM indica que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 6d). A declividade da reta foi diferente de zero de acordo com o resultado do teste de significância (Tabela 3).

3.1.2.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Mandíbula Superior (CMS)

A regressão linear entre o CM e o comprimento da mandíbula superior indicou, através do coeficiente alométrico de 1,116, que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 6e). A declividade da reta foi diferente de zero e de um de acordo com teste de significância (Tabela 3).

3.1.2.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Mandíbula Superior (LMS)

O coeficiente alométrico de 1,068 da regressão linear entre o CM e largura da mandíbula superior indicou que as estruturas cresceram em velocidade igual, isto é, que o crescimento foi isométrico (Figura 6f). A declividade foi submetida a teste de significância e resultou diferente de zero, mas igual a um (Tabela 3).

Tabela 3: Valores dos parâmetros “b”, “a” e “R²” obtidos na regressão linear e dos parâmetros “n”, “gl”, “t_(0,05)” (valor crítico para intervalo de confiança de 95%) e “t_s (zero)” e “t_s (um)” (valores observados), obtidos no teste de significância da declividade (valores diferentes de zero e de um) para as mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) de *Argonauta nodosa*

| Regressão | Declive | b | a | R ² | n | gl | t _(0,05) | t _s (zero) | t _s (um) |
|--------------|----------|-------|---------|----------------|----|----|---------------------|-----------------------|---------------------|
| Argonauta MS | CM x CC | 1,734 | -7,952 | 0,9165 | 26 | 25 | 1,708 | 42,04 | 17,79 |
| Argonauta MS | CM x CR | 1,665 | -9,410 | 0,8499 | 31 | 30 | 1,697 | 261,81 | 104,57 |
| Argonauta MS | CM x AM | 0,750 | -0,857 | 0,8319 | 31 | 30 | 1,697 | 68,73 | - |
| Argonauta MS | CM x APL | 0,994 | -1,936 | 0,9032 | 31 | 30 | 1,697 | 29,79 | - |
| Argonauta MS | CM x CMS | 1,116 | -2,297 | 0,9724 | 31 | 30 | 1,697 | 18,37 | 1,91 |
| Argonauta MS | CM x LMS | 1,068 | -2,088 | 0,9454 | 31 | 30 | 1,697 | 19,79 | 1,26 |
| Argonauta MI | CM x CC | 1,314 | -4,400 | 0,9367 | 27 | 26 | 1,706 | 29,03 | 6,94 |
| Argonauta MI | CM x CR | 2,437 | -16,335 | 0,5952 | 29 | 28 | 1,701 | 381,45 | 224,93 |
| Argonauta MI | CM x AM | 0,721 | -0,649 | 0,7330 | 29 | 28 | 1,701 | 67,97 | - |
| Argonauta MI | CMx AA | 0,940 | -1,699 | 0,8772 | 29 | 28 | 1,701 | 36,65 | - |
| Argonauta MI | CM x CA | 1,320 | -4,622 | 0,9405 | 29 | 28 | 1,701 | 34,45 | 8,35 |
| Argonauta MI | CM x LA | 1,429 | -6,256 | 0,9658 | 29 | 28 | 1,701 | 78,13 | 23,45 |
| Argonauta MI | CM x CCR | 1,163 | -2,796 | 0,9806 | 29 | 28 | 1,701 | 21,02 | 2,95 |
| Argonauta MI | CM x CBS | 1,165 | -2,549 | 0,9826 | 29 | 28 | 1,701 | 16,33 | 2,31 |

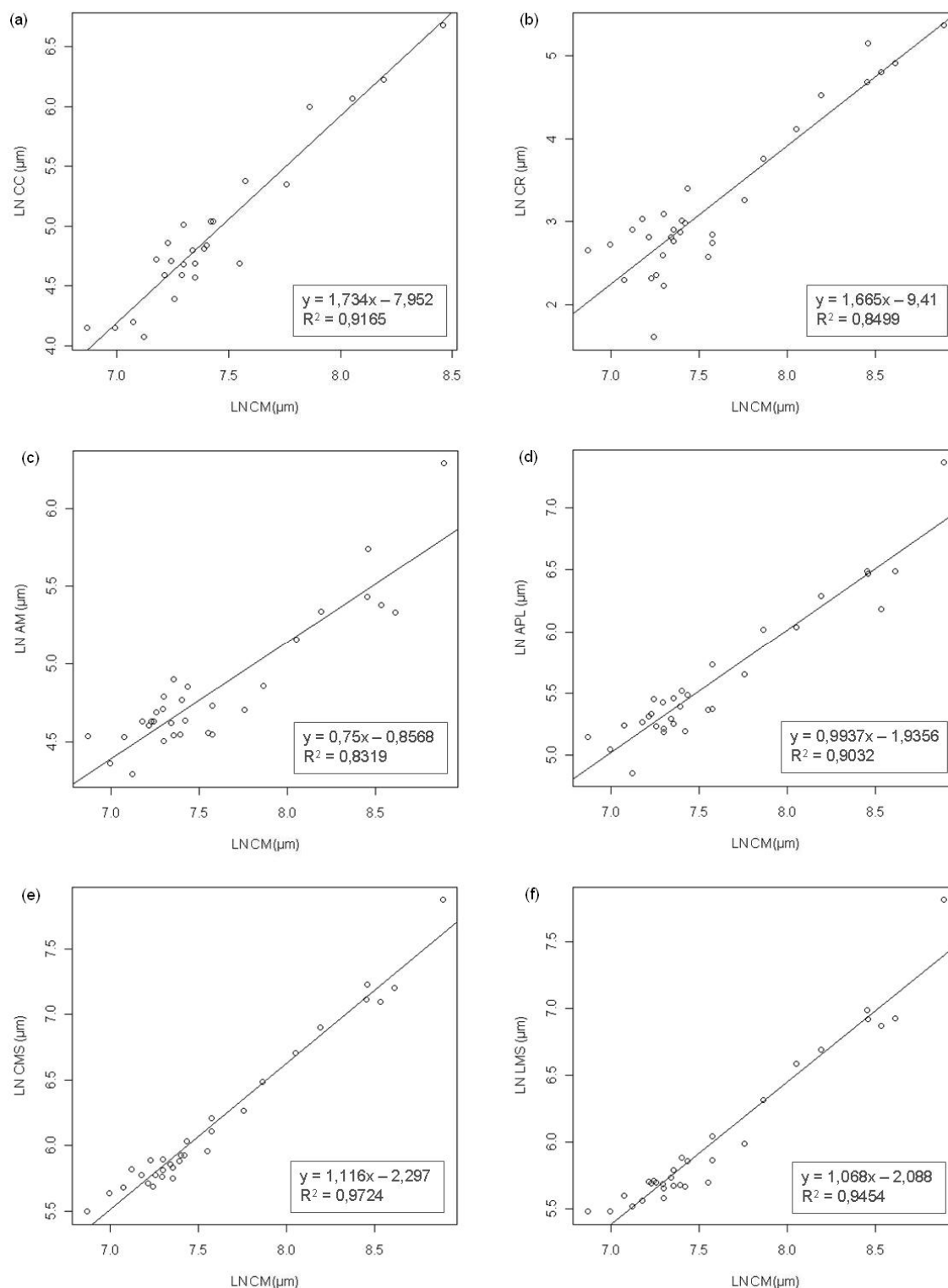


FIGURA 6 – REGRESSÃO LINEAR PARA O COMPRIMENTO DO MANTO (CM) E AS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA SUPERIOR DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa*: (a) COMPRIMENTO DO CAPUZ (CC); (b) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (c) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (d) ABERTURA DA PAREDE LATERAL (APL); (e) COMPRIMENTO DA MANDÍBULA SUPERIOR (CMS); (f) LARGURA DA MANDÍBULA SUPERIOR (LMS)

3.1.3 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula inferior

3.1.3.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC)

O coeficiente alométrico de 1,314 da regressão linear entre o CM e comprimento do capuz indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 7a). O teste de significância aplicado à declividade da reta de regressão indicou que esta é diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.3.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)

De acordo com o coeficiente alométrico de 2,437 da regressão linear entre o CM e comprimento do rostro a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 7b). A declividade da reta foi submetida a teste de significância e resultou diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.3.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM)

O coeficiente alométrico de 0,721 da regressão linear entre o CM e a amplitude da mandíbula indica que a primeira estrutura cresceu mais rápido (Figura 7c). O teste de significância da declividade comprovou que esta é diferente de zero (Tabela 3).

3.1.3.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Asa (AA)

O crescimento do CM foi mais rápido que aquele apresentado pela abertura da asa, uma vez que o coeficiente alométrico foi de 0,940 (Figura 7d). De acordo com o teste de significância da declividade, a reta é diferente de zero (Tabela 3).

3.1.3.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Asa (CA)

O coeficiente alométrico de 1,32 da regressão entre o CM e comprimento da asa indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido que a primeira (Figura 7e). O teste de significância da declividade resultou diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.3.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Asa (LA)

O coeficiente alométrico de 1,429 indicou que o crescimento da largura da asa se deu mais rápido que o do CM (Figura 7f). O teste de significância da declividade indicou que esta é diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.3.7 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Crista (CCR)

Comparando-se o coeficiente alométrico de 1,163 entre o CM e o comprimento da crista, pode-se dizer que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 7g). A significância da declividade foi testada e resultou diferente de zero e de um (Tabela 3).

3.1.3.8 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Base (CBS)

De acordo com o coeficiente alométrico de 1,165, o comprimento da base apresentou crescimento mais rápido que o do CM (Figura 7h). A significância da declividade da reta foi diferente de zero e de um (Tabela 3).

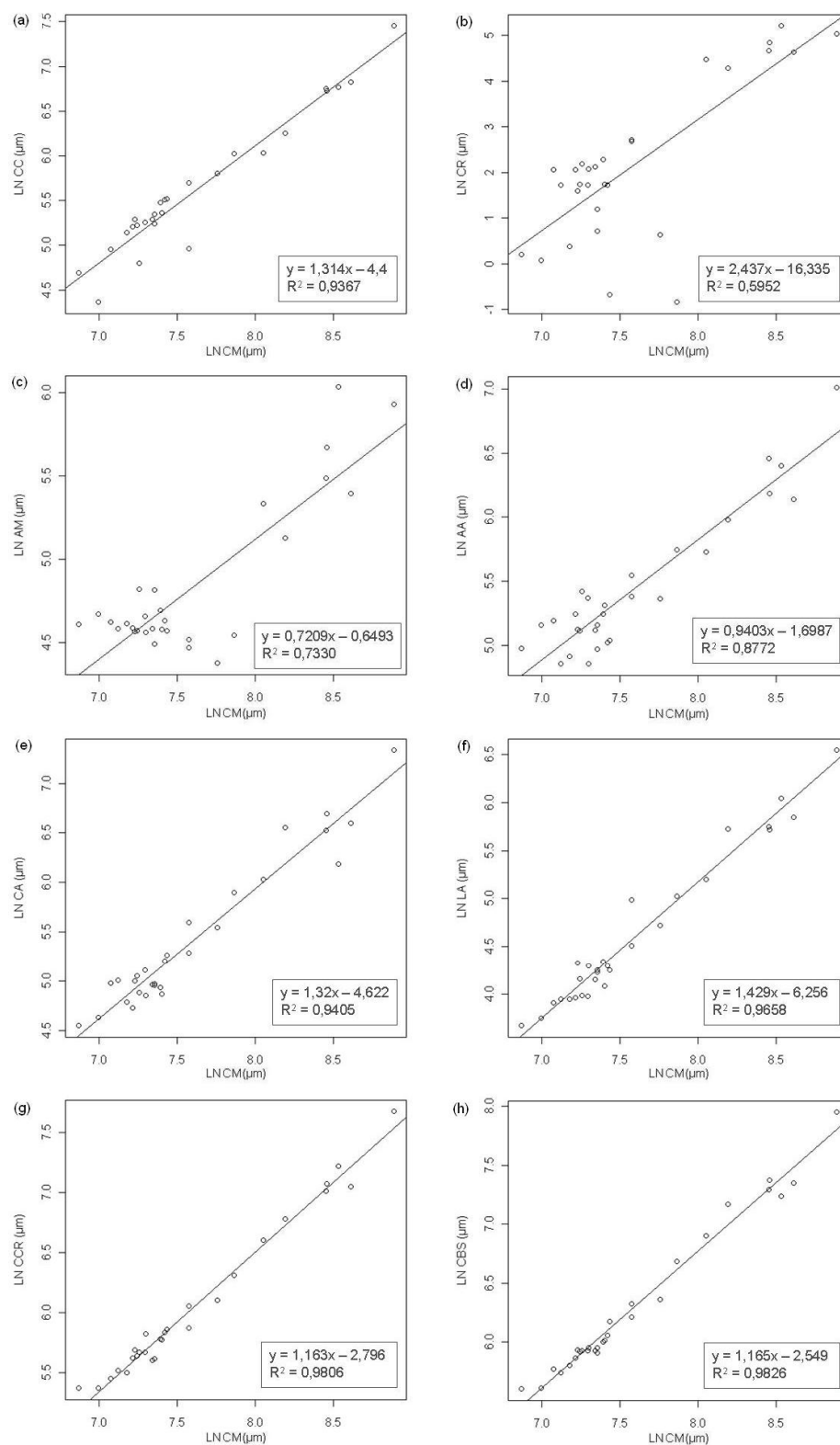


FIGURA 7 – REGRESSÃO LINEAR PARA O COMPRIMENTO DO MANTO (CM) E AS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA INFERIOR DE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa*: (a) COMPRIMENTO DO CAPUZ (CC); (b) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (c) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (d) ABERTURA DA ASA (AA); (e) COMPRIMENTO ASA (CA); (f) LARGURA DA ASA (LA); (g) COMPRIMENTO DA CRISTA (CCR); (h) COMPRIMENTO DA BASE (CBS)

3.2 *Octopus vulgaris*

3.2.1 Descrição morfológica dos bicos

Um total de 32 bicos de paralarvas de *Octopus vulgaris* de CM entre 1,68 e 3,40mm foram extraídos durante este estudo, dos quais 31 mandíbulas superiores e 29 mandíbulas inferiores foram medidas de acordo com o item 2.4 e os valores utilizados nas análises estatísticas, com exceção da medição do comprimento do capuz (CC), que foi obtida a partir de 26 mandíbulas superiores e 27 mandíbulas inferiores.

Durante a extração dos bicos observou-se que as bordas externas de ambas as mandíbulas, por pertencerem a paralarvas com poucos dias de idade e não estarem completamente quitinizadas, são bastante finas, flexíveis e frágeis, requerendo um maior cuidado com manuseio.

Os valores de comprimento (CMS) e largura (LMS) da mandíbula superior variaram entre 215,17 μ m e 226,62 μ m e entre 411,67 μ m e 496,62 μ m, respectivamente, e o valor de comprimento da base (CBS) para a mandíbula inferior variou entre 240,99 μ m e 483,77 μ m.

Dentes serrilhados foram observados em todos os bicos, sendo que em 25 mandíbulas superiores e 23 inferiores foi possível contá-los a partir das imagens obtidas. Na mandíbula superior o número de dentes variou entre 20 e 34, e na inferior entre 24 e 32. Os dentes apresentavam coloração semelhante à presente na região do capuz, porém em algumas paralarvas encontravam-se incolores e até mesmo gastos ou erodidos (Figura 8), sendo que os da mandíbula inferior parecem ser maiores e mais desenvolvidos que os da superior. Não parece haver um padrão claro de dentição para a espécie, uma vez que os indivíduos apresentaram dentes de tamanho, formato, coloração e em quantidade distintos entre si.



FIGURA 8 – DETALHE DE DESGASTE OU EROSÃO (SETAS) NOS DENTES DA MANDÍBULA INFERIOR DE UM EXEMPLAR DE *Octopus vulgaris* DE 2,06mm DE CM

Ao longo do desenvolvimento da mandíbula superior de *Octopus vulgaris* a pigmentação aumenta (em área de cobertura) e fica mais intensa, apresentando-se sempre em formato semelhante à letra “V”. O formato das mandíbulas sofre pouca alteração, uma vez que a largura e comprimento das paredes laterais apenas aumentam. Dentes foram encontrados em todos os tamanhos examinados, além disso, o aumento da protrusão do rostro parece não mudar drasticamente de tamanho.

Ao longo do desenvolvimento da mandíbula inferior de *O. vulgaris* podemos observar, além da progressão da pigmentação na mesma, um alongamento da porção posterior do capuz em direção à região posterior da mandíbula; o desenvolvimento da asa, embora esta não venha a ocupar três dimensões como foi possível observar para *A. nodosa*; e a ocorrência de dentes em todos os indivíduos. Nos tamanhos observados não ocorreu o colapso do rostro, isto é, o fechamento de uma fenda ou pequena cavidade que parece existir na mandíbula inferior.

Em paralarvas de 1,68mm CM ambas as mandíbulas apresentavam dentes serrilhados e pigmentação em tom alaranjado claro e amarelo, restrita à região da

amplitude da mandíbula (AM) e, na mandíbula inferior, estendendo-se um pouco pela região anterior do capuz. Na mandíbula superior a pigmentação formou um padrão semelhante à letra “V”. Na mandíbula inferior percebe-se a presença de uma fenda na região do rostro, de cor mais clara que o resto da dentição, indicando que este não se encontra totalmente colabado (Figuras 9a, 9f, 10a e 10f).

Em paralarvas de 2,29mm CM nota-se que a pigmentação aumenta um pouco em direção aos limites externos. Dentes ainda estão presentes, e a fenda no rostro da mandíbula inferior encontra-se um pouco mais fechada, mas não completamente. É possível notar um aumento nas dimensões das mandíbulas, mas os formatos continuam os mesmos (Figuras 9b, 9g, 10b e 10g).

Em paralarvas de 2,65mm CM as asas da mandíbula inferior aparecem mais desenvolvidas, e há um aumento na área de pigmentação no entorno da dentição e capuz (Figuras 9h e 10h).

Em paralarvas de 2,71mm CM nota-se uma mudança no formato da região dos dentes na mandíbula superior. Se antes a amplitude da mandíbula era mais ampla e o rostro apresentava leve protrusão, a partir deste CM a amplitude da mandíbula parecer diminuir e o rostro começa a apresentar uma protrusão um pouco mais significativa (Figuras 9c e 10c).

Em paralarvas de 2,90mm CM nenhuma alteração em relação ao padrão descrito acima para a mandíbula superior foi observado, com exceção de um aumento na área de pigmentação (Figuras 9d e 10d).

Em paralarvas de 3,03mm CM o tamanho da mandíbula inferior aumenta sem que seu formato tenha sido alterado. A área de pigmentação também aumenta e ocupa as regiões anterior e central do capuz e rostro (Figuras 9i e 10i).

Em paralarvas de 3,28mm CM a mandíbula inferior apresenta, assim como no tamanho anterior, aumento no tamanho e área de pigmentação. Não foi possível observar a colabação do rostro em nenhum dos indivíduos obtidos para esta espécie. Na mandíbula superior não parece haver um aumento significativo de tamanho ou alteração de formato, apenas a pigmentação que se apresenta mais forte e ocupando uma área um pouco maior que nos indivíduos de menor CM (Figuras 9e, 9j, 10e e 10j).

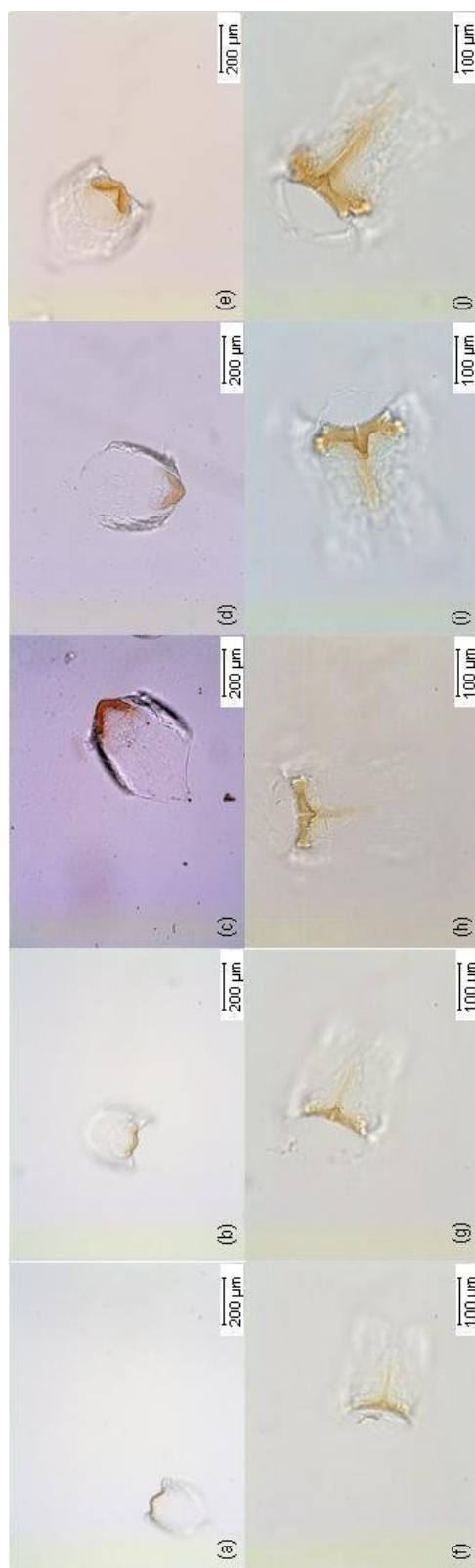


FIGURA 9 – FOTOGRAFIAS MOSTRANDO A ONTOGENIA DAS MANDÍBULAS SUPERIOR (DE (a) ATÉ (e)) E INFERIOR (DE (f) ATÉ (j)) DE PARALARVAS DE *Octopus vulgaris* COM CM ENTRE 1,68 E 3,28mm. (a) E (f) 1,68mm CM; (b) E (g) 2,29mm CM; (c) 2,71mm CM; (d) 2,90mm CM; (e) E (j) 3,28mm CM; (h) 2,65mm CM; (i) 3,03mm CM. ESCALA NAS IMAGENS

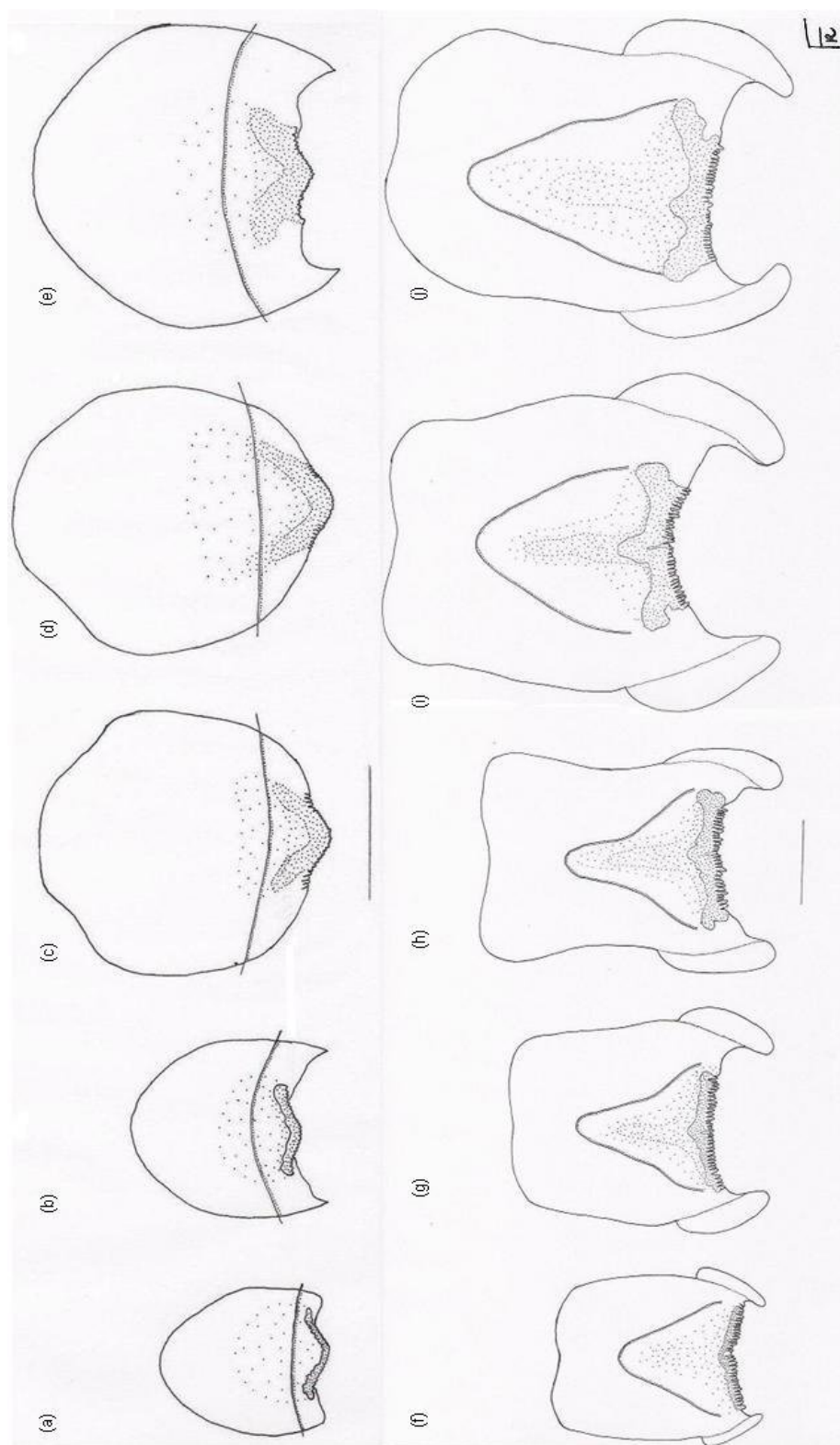


FIGURA 10 – DESENHO ESQUEMÁTICO MOSTRANDO A ONTOGENIA DAS MANDÍBULAS SUPERIOR (DE (a) ATÉ (e)) E INFERIOR (DE (f) ATÉ (j)) DE PARALARVAS DE *Octopus vulgaris* COM CM ENTRE 1,68 E 3,28mm. (a) E (f) 1,68mm CM; (b) E (g) 2,29mm CM; (c) 2,71mm CM; (d) 2,90mm CM; (e) E (j) 3,28mm CM; (h) 2,65mm CM; (i) 3,03mm CM. ESCALAS: MANDÍBULAS SUPERIORES = 200 μ m E MANDÍBULAS INFERIORES = 100 μ m

3.2.2 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula superior

3.2.2.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC)

O valor do coeficiente alométrico, 1,66, demonstra que o comprimento do capuz cresce mais rápido que o CM (Figura 11a). Através do teste de significância confirmou-se que a declividade da reta foi significativamente diferente de zero e de um (Tabela 4).

3.2.2.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)

O CM apresentou crescimento mais rápido que o verificado para o comprimento do rostro, uma vez que o coeficiente alométrico foi de 0,616 (Figura 11b). A declividade da reta foi submetida ao teste de significância, e foi verificado que seu valor é significativamente diferente de zero (Tabela 4).

3.2.2.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM)

O coeficiente alométrico de 0,407 obtido na regressão linear entre amplitude da mandíbula e CM indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 11c). A declividade da reta, submetida a teste de significância, foi diferente de zero (Tabela 4).

3.2.2.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Parede Lateral (APL)

O coeficiente alométrico de 0,851 obtido pela regressão linear para o crescimento da abertura da parede lateral em relação ao do CM indica que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 11d). A declividade da reta foi diferente de zero de acordo com o resultado do teste de significância (Tabela 4).

3.2.2.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Mandíbula Superior (CMS)

A regressão linear entre o CM e o comprimento da mandíbula superior indicou, através do coeficiente alométrico de 1,15, que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 11e). A declividade da reta foi diferente de zero e de um, de acordo com o teste de significância (Tabela 4).

3.2.2.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Mandíbula Superior (LMS)

O coeficiente alométrico de 1,016 da regressão linear entre o CM e largura da mandíbula superior indicou que as estrutura apresentaram uma velocidade de crescimento semelhante, isto é, crescimento isométrico (Figura 11f). A declividade foi submetida a teste de significância e resultou significativamente diferente de zero, mas igual a um (Tabela 4).

Tabela 4: Valores dos parâmetros “b”, “a” e “R²” obtidos na regressão linear e dos parâmetros “n”, “gl”, “t_(0,05)” (valor crítico para intervalo de confiança de 95%) e “t_s (zero)” e “t_s (um)” (valores observados), obtidos no teste de significância da declividade (valores diferentes de zero e de um) para as mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) *Octopus vulgaris*

| Regressão | Declive | b | a | R ² | N | gl | t _(0,05) | t _s (zero) | t _s (um) |
|------------|----------|--------|--------|----------------|----|----|---------------------|-----------------------|---------------------|
| Octopus MS | CM x CC | 1,66 | -8,535 | 0,6631 | 26 | 25 | 1,708 | 105,41 | 41,90 |
| Octopus MS | CM x CR | 0,616 | -1,93 | 0,0358 | 31 | 30 | 1,697 | 144,43 | - |
| Octopus MS | CM x AM | 0,407 | 1,55 | 0,1661 | 31 | 30 | 1,697 | 47,17 | - |
| Octopus MS | CM x APL | 0,851 | -1,227 | 0,8485 | 31 | 30 | 1,697 | 54,26 | - |
| Octopus MS | CM x CMS | 1,15 | -3,184 | 0,7802 | 31 | 30 | 1,697 | 33,74 | 4,40 |
| Octopus MS | CM x LMS | 1,016 | -2,22 | 0,8523 | 31 | 30 | 1,697 | 39,42 | 0,62 |
| Octopus MI | CM x CC | 1,223 | -4,454 | 0,6837 | 27 | 26 | 1,706 | 55,57 | 10,14 |
| Octopus MI | CM x CR | 0,1439 | 1,67 | 0,0021 | 29 | 28 | 1,701 | 42,66 | - |
| Octopus MI | CM x AM | 0,1971 | 3,336 | 0,1336 | 29 | 28 | 1,701 | 35,56 | - |
| Octopus MI | CMx AA | 0,7661 | -0,859 | 0,7545 | 29 | 28 | 1,701 | 64,93 | - |
| Octopus MI | CM x CA | 1,352 | -5,615 | 0,7289 | 29 | 28 | 1,701 | 73,07 | 19,02 |
| Octopus MI | CM x LA | 1,539 | -8,003 | 0,6118 | 29 | 28 | 1,701 | 170,68 | 59,78 |
| Octopus MI | CM x CCR | 1,195 | -3,743 | 0,9054 | 29 | 28 | 1,701 | 44,62 | 7,28 |
| Octopus MI | CM x CBS | 1,142 | -3,084 | 0,8334 | 29 | 28 | 1,701 | 32,79 | 4,08 |

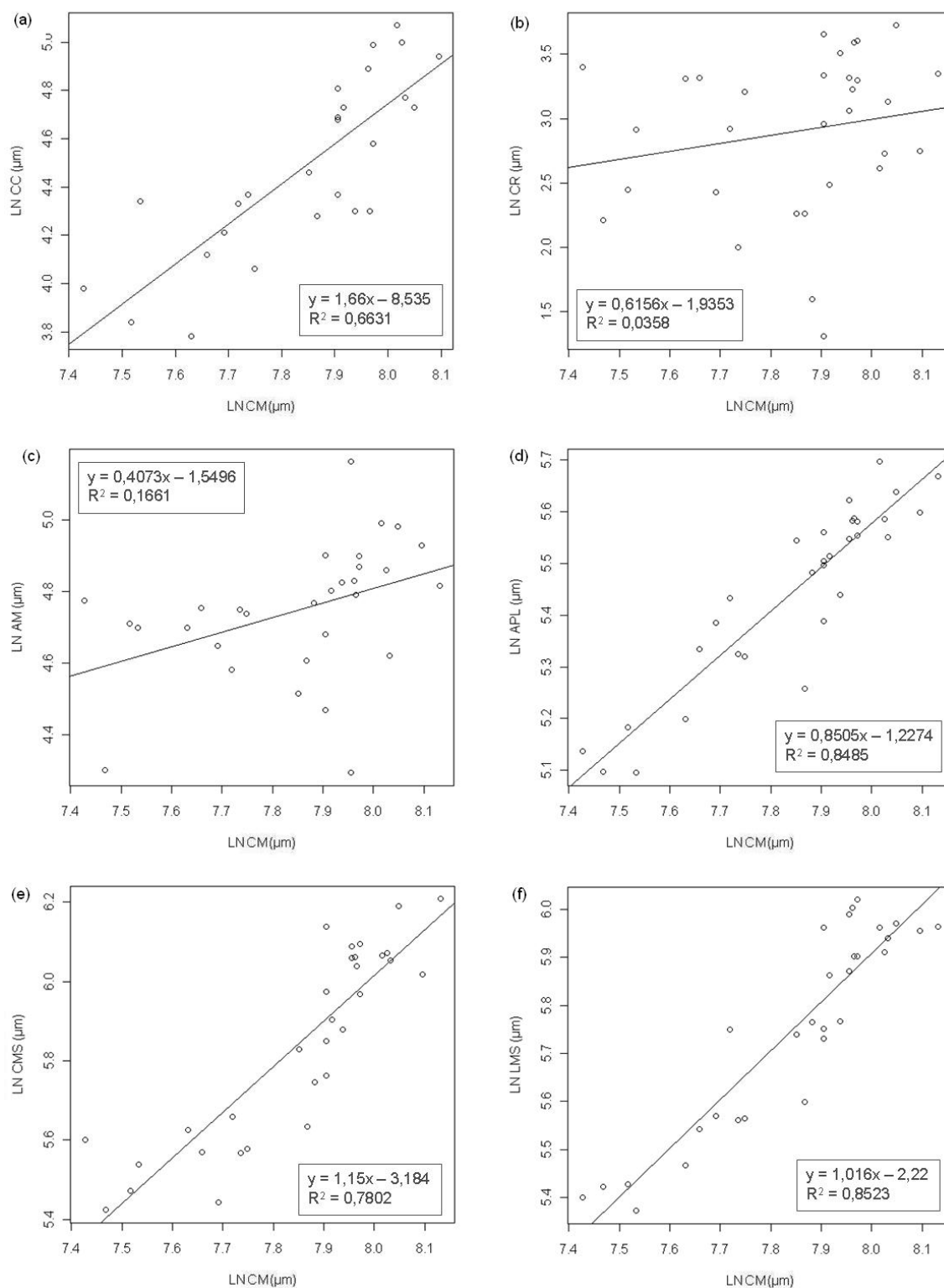


FIGURA 11 – REGRESSÃO LINEAR PARA O COMPRIMENTO DO MANTO (CM) E AS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA SUPERIOR DE PARALARVAS DE *Octopus vulgaris*: (a) COMPRIMENTO DO CAPUZ (CC); (b) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (c) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (d) ABERTURA DA PAREDE LATERAL (APL); (e) COMPRIMENTO DA MANDÍBULA SUPERIOR (CMS); (f) LARGURA DA MANDÍBULA SUPERIOR (LMS)

3.2.3 Crescimento relativo das estruturas da mandíbula inferior

3.2.3.1 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Capuz (CC)

O coeficiente alométrico de 1,223 da regressão linear entre o CM e comprimento do capuz indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 12a). O teste de significância aplicado à declividade da reta de regressão indicou que esta é diferente de zero e de um (Tabela 4).

3.2.3.2 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento do Rostro (CR)

De acordo com o coeficiente alométrico de 0,144 da regressão linear entre o CM e comprimento do rostro a primeira estrutura cresceu mais rápido (Figura 12b). A declividade da reta foi submetida a teste de significância e resultou diferente de zero (Tabela 4).

3.2.3.3 Comprimento do Manto (CM) x Amplitude da Mandíbula (AM)

O coeficiente alométrico de 0,197 da regressão linear entre o CM e a amplitude da mandíbula indica que a primeira estrutura cresceu mais rápido (Figura 12c). O teste de significância da declividade comprovou que esta é diferente de zero (Tabela 4).

3.2.3.4 Comprimento do Manto (CM) x Abertura da Asa (AA)

O crescimento do CM foi mais rápido que aquele apresentado pela abertura da asa, uma vez que o coeficiente alométrico foi de 0,766 (Figura 12d). De acordo com o teste de significância da declividade, a reta é diferente de zero (Tabela 4).

3.2.3.5 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Asa (CA)

O coeficiente alométrico de 1,352 da regressão entre o CM e comprimento da asa indicou que a segunda estrutura cresceu mais rápido que a primeira (Figura

12e). O teste de significância da declividade resultou significativamente diferente de zero e de um (Tabela 4).

3.2.3.6 Comprimento do Manto (CM) x Largura da Asa (LA)

O coeficiente alométrico de 1,539 indicou que o crescimento da largura da asa se deu mais rápido que o do CM (Figura 12f). O teste de significância para a declividade indicou que esta é diferente de zero e de um (Tabela 4).

3.2.3.7 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Crista (CCR)

Comparando-se o coeficiente alométrico de 1,195 entre o CM e o comprimento da crista, pode-se dizer que a segunda estrutura cresceu mais rápido (Figura 12g). A significância da declividade foi testada e resultou diferente de zero e de um (Tabela 4).

3.2.3.8 Comprimento do Manto (CM) x Comprimento da Base (CBS)

De acordo com o coeficiente alométrico de 1,142, o comprimento da base apresentou crescimento mais rápido que o do CM (Figura 12h). A significância da declividade da reta foi testada, indicando diferença de zero e de um (Tabela 4).

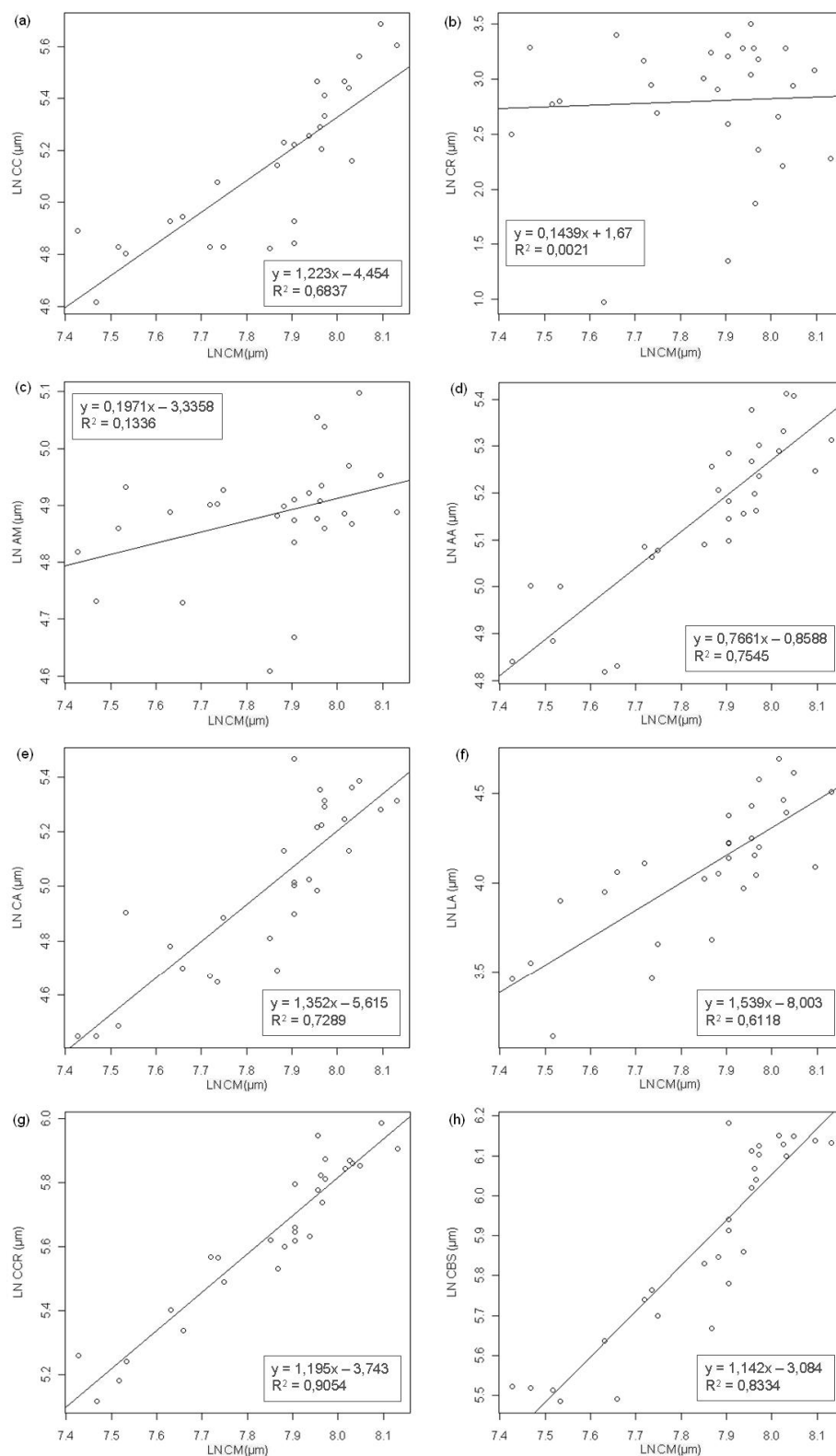


FIGURA 12 – REGRESSÃO LINEAR PARA O COMPRIMENTO DO MANTO (CM) E AS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA INFERIOR DE PARALARVAS DE *Octopus vulgaris*: (a) COMPRIMENTO DO CAPOZ (CC); (b) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (c) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (d) ABERTURA DA ASA (AA); (e) COMPRIMENTO ASA (CA); (f) LARGURA DA ASA (LA); (g) COMPRIMENTO DA CRISTA (CCR); (h) COMPRIMENTO DA BASE (CBS)

3.3 Comparação das estruturas das mandíbulas superior e inferior entre *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris*

3.3.1 Mandíbula superior

O aspecto geral das mandíbulas superiores de *Argonauta nodosa* varia bastante daquelas de *Octopus vulgaris*. Ambas as espécies apresentaram CM semelhante (Tabela 5), entretanto, quase todas as estruturas medidas em *A. nodosa* apresentaram médias maiores que aquelas em *O. vulgaris*, com exceção da amplitude da mandíbula. A diferença encontrada entre as aberturas das paredes laterais foi marginalmente significativa, sendo a média de *A. nodosa* a maior.

Comparando-se paralarvas de 1,6mm CM de *A. nodosa* (Figura 13a) e de 1,6mm CM de *O. vulgaris* (Figura 13b) é possível notar que a mandíbula superior da primeira espécie é maior que a da segunda, tanto em comprimento quanto, por exemplo, no tamanho do capuz. A região do rostro em *A. nodosa* apresenta uma pigmentação muito mais intensa e de maior abrangência, e nota-se que a dentição nesta é menos “visível” que na de *Octopus vulgaris*, indicando que houve um desgaste maior dos dentes da primeira em relação à segunda com a alimentação. Em paralarvas de *A. nodosa* com este tamanho já é possível observar as linhas de crescimento no bico, o que não acontece com *O. vulgaris*.

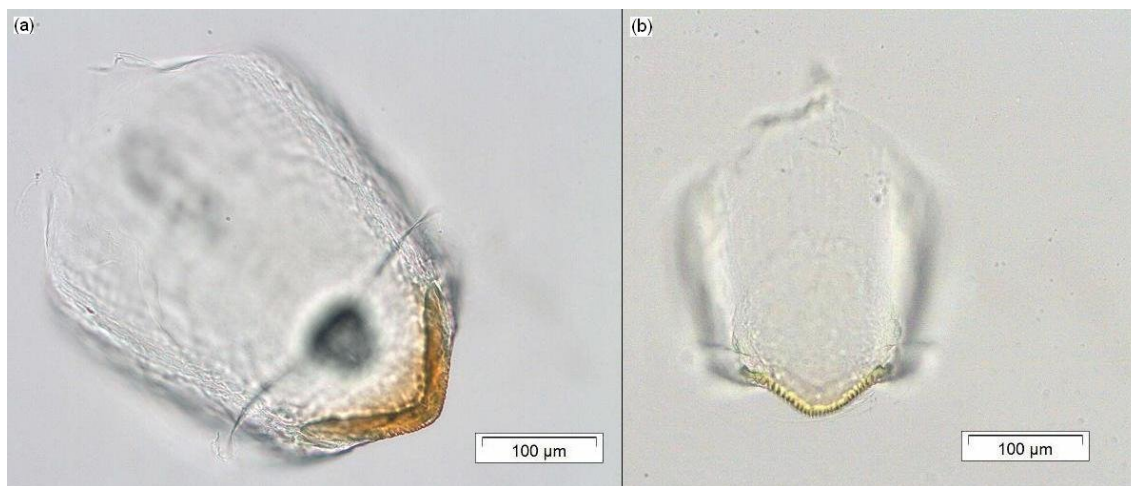


FIGURA 13 – MANDÍBULAS SUPERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 1,67mm E 1,68mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

Em paralarvas de *A. nodosa* de 2,60mm CM (Figura 14a) e de *O. vulgaris* de 2,71mm CM (Figura 14b) a diferença no grau de desenvolvimento da mandíbula

superior se intensifica ainda mais. Os dentes ainda funcionais em *O. vulgaris* já sumiram quase por completo da mandíbula de *A. nodosa*. A pigmentação continua mais intensa e ocupando maior área em *A. nodosa*, e a mandíbula apresenta formato mais alongado, enquanto que a de *O. vulgaris* se mostra com largura e comprimento próximos. Os anéis de crescimento em *A. nodosa* são ainda mais visíveis que em paralarvas menores.

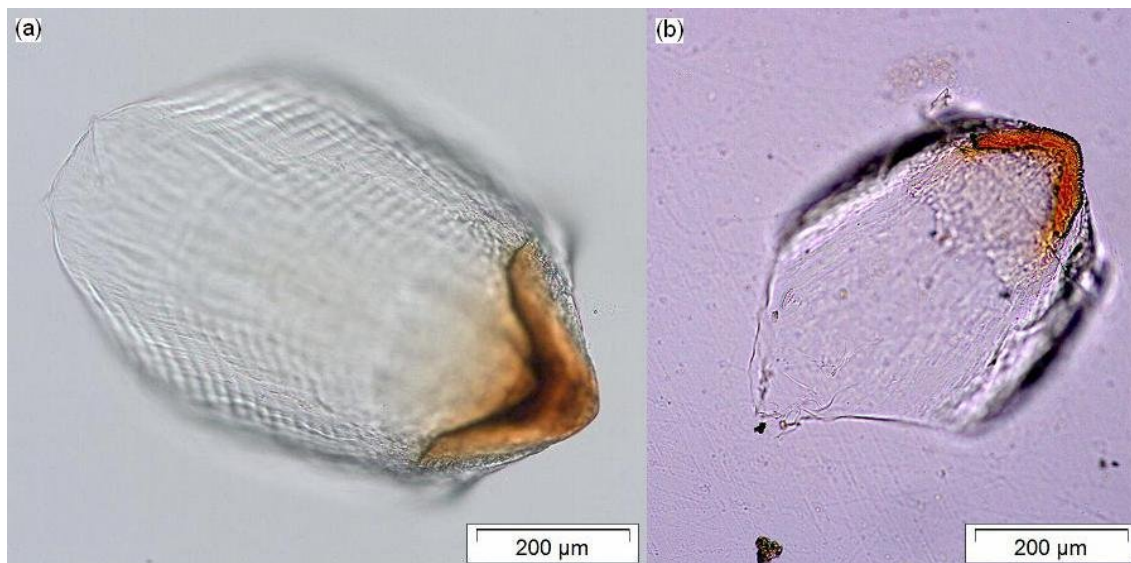


FIGURA 14 – MANDÍBULAS SUPERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 2,60mm E 2,71mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

Em paralarvas de *A. nodosa* de 3,14mm CM (Figura 15a) e de *O. vulgaris* de 3,28mm CM (Figura 15b) é mais intensa a diferenciação no desenvolvimento das mandíbulas superiores. A de *A. nodosa* mostra-se mais semelhante em formato à de um indivíduo adulto (a pigmentação, entretanto, ainda se desenvolve muito mais até chegar à fase adulta), enquanto que a de *O. vulgaris* ainda se assemelha à de uma paralarva. *A. nodosa* apresenta rostro com protrusão já visível, enquanto que *O. vulgaris* ainda possui dentes. A pigmentação também é significativamente diferente, escura e na região do rostro e capuz em *A. nodosa* e clara e em região mais próxima ao rostro em *O. vulgaris*. Vale frisar que as Figuras 15a e 15b possuem escalas diferentes, e que o aparente tamanho da Figura 15b deve ser levado em conta como sendo 2,5 vezes que o da Figura 15a.

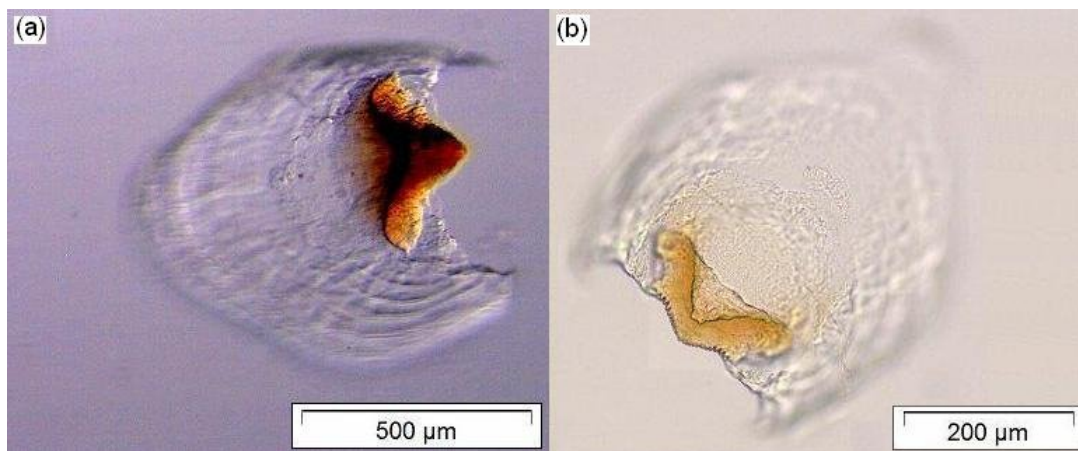


FIGURA 15 – MANDÍBULAS SUPERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 3,14mm E 3,28mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

3.3.1.1 Comprimento do Manto (CM)

Diferenças significativas (p -valor = 0,3177) não foram encontradas entre o CM das paralarvas das duas espécies (Figura 16a), sendo que a média para *Octopus vulgaris* foi de 2606,77µm e para *Argonauta nodosa* foi de 2313,23µm (Tabela 5).

3.3.1.2 Comprimento do Capuz (CC)

Foi observada diferença significativa (p -valor = 0,0176) nas médias de CC (Figura 16b), tendo *Argonauta nodosa* apresentado a maior delas, de 180,97µm, e *Octopus vulgaris* uma média de 94,52µm (Tabela 5).

3.3.1.3 Comprimento do Rostro (CR)

As médias do CR apresentaram diferença significativa (p -valor = 0,0408) (Figura 16c), sendo que a de *Argonauta nodosa* (41,99µm) foi quase o dobro da de *Octopus vulgaris* (21,21µm) (Tabela 5).

3.3.1.4 Amplitude da Mandíbula (AM)

As médias de AM de *Octopus vulgaris* (117,16µm) e *Argonauta nodosa* (141,26µm) (Tabela 5) não foram diferentes entre si (p -valor = 0,1599) (Figura 16d).

3.3.1.5 Abertura da Parede Lateral (APL)

Uma diferença marginalmente significativa (p-valor = 0,0751) foi encontrada entre as médias de APL para as duas espécies (Figura 16e), sendo que os valores foram 235,73µm para *Octopus vulgaris* e 328,49µm para *Argonauta nodosa* (Tabela 5).

3.3.1.6 Comprimento da Mandíbula Superior (CMS)

A média do CMS de *Argonauta nodosa* (592,86µm) (Tabela 5) foi significativamente maior (p-valor = 0,0146) que a de *Octopus vulgaris* (354,47µm) (Figura 16f).

3.3.1.7 Largura da Mandíbula Superior (LMS)

As médias de LMS também apresentaram valores significativamente maiores (p-valor = 0,0303) (Figura 16g) em *Argonauta nodosa* (504,75µm) do que em *Octopus vulgaris* (de 319,78µm) (Tabela 5).

Tabela 5: Valores médios das estruturas das mandíbulas superior (MS) e inferior (MI) e p-valor do teste t entre paralarvas de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris* (intervalo de confiança de 95%)

| Teste t | Estrutura | Média ± desvio padrão de <i>Argonauta nodosa</i> (µm) | Média ± desvio padrão de <i>Octopus vulgaris</i> (µm) | p-valor |
|---------|-----------|---|---|---------|
| MS | CM | 2313,23 ± 1546,46 | 2606,77 ± 456,18 | 0,3177 |
| MS | CC | 290,19 ± 356,17 | 94,52 ± 33,63 | 0,0176 |
| MS | CR | 41,99 ± 53,29 | 21,21 ± 10,47 | 0,0408 |
| MS | AM | 141,26 ± 90,88 | 117,16 ± 21,21 | 0,1599 |
| MS | APL | 328,49 ± 277,84 | 235,73 ± 38,51 | 0,0751 |
| MS | CMS | 592,86 ± 505,95 | 354,47 ± 83,73 | 0,0146 |
| MS | LMS | 504,75 ± 449,44 | 319,78 ± 61,97 | 0,0303 |
| MI | CM | 2356,21 ± 1590,46 | 2616,55 ± 464,79 | 0,4036 |
| MI | CC | 379,59 ± 367,74 | 172,37 ± 59,21 | 0,0071 |
| MI | CR | 3,89 ± 52,50 | -11,14 ± 8,15 | 0,1384 |
| MI | AM | 141,67 ± 87,65 | 132,76 ± 13,39 | 0,5925 |
| MI | AA | 277,23 ± 212,01 | 176,07 ± 28,49 | 0,0165 |
| MI | CA | 309,63 ± 316,65 | 155,52 ± 44,69 | 0,0147 |
| MI | LA | 143,65 ± 151,16 | 63,17 ± 21,78 | 0,0082 |
| MI | CCR | 531,78 ± 458,56 | 289,24 ± 64,69 | 0,0085 |
| MI | CBS | 695,19 ± 589,72 | 369,29 ± 84,12 | 0,0063 |

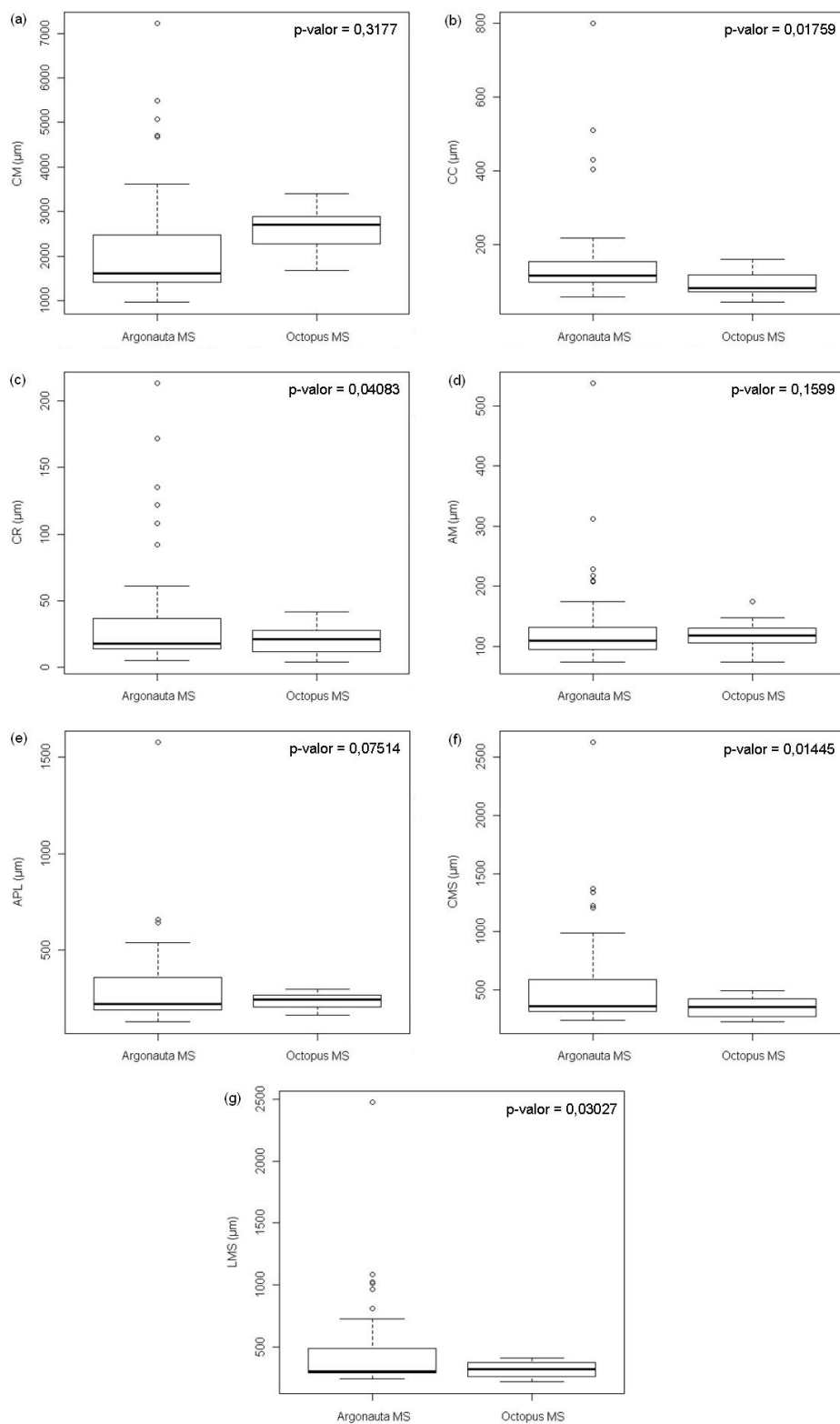


FIGURA 16 – TESTE t COMPARANDO AS MÉDIAS DAS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA SUPERIOR ENTRE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* E *Octopus vulgaris*: (a) COMPRIMENTO DO MANTO (CM); (b) COMPRIMENTO DO CAPUZ (CC); (c) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (d) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (e) ABERTURA DA PAREDE LATERAL (APL); (f) COMPRIMENTO DA MANDÍBULA SUPERIOR (CMS); (g) LARGURA DA MANDÍBULA SUPERIOR (LMS)

3.3.2 Mandíbula inferior

O aspecto geral das mandíbulas inferiores de *Argonauta nodosa* varia bastante daquelas de *Octopus vulgaris*. Ambas as espécies apresentaram CM semelhante (Tabela 5), entretanto, todas as medidas de estruturas associadas à função de alimentação obtidas de *A. nodosa* apresentaram médias maiores que aquelas obtidas de *O. vulgaris*.

Comparando-se paralarvas de 1,67mm CM de *A. nodosa* (Figura 17a) e de 1,68mm CM de *O. vulgaris* (Figura 17b) é possível notar que a mandíbula inferior da primeira espécie é maior que a da segunda, em especial a região das asas. A região do rosto em *A. nodosa* é mais estreita que em *O. vulgaris*, e ambas as espécies apresentam dentição, sendo que o número de dentes da primeira é maior que o da segunda. A pigmentação é semelhante em tonalidade, e abrange a região dos dentes e região central do capuz (apenas um sombreado, quase transparente).

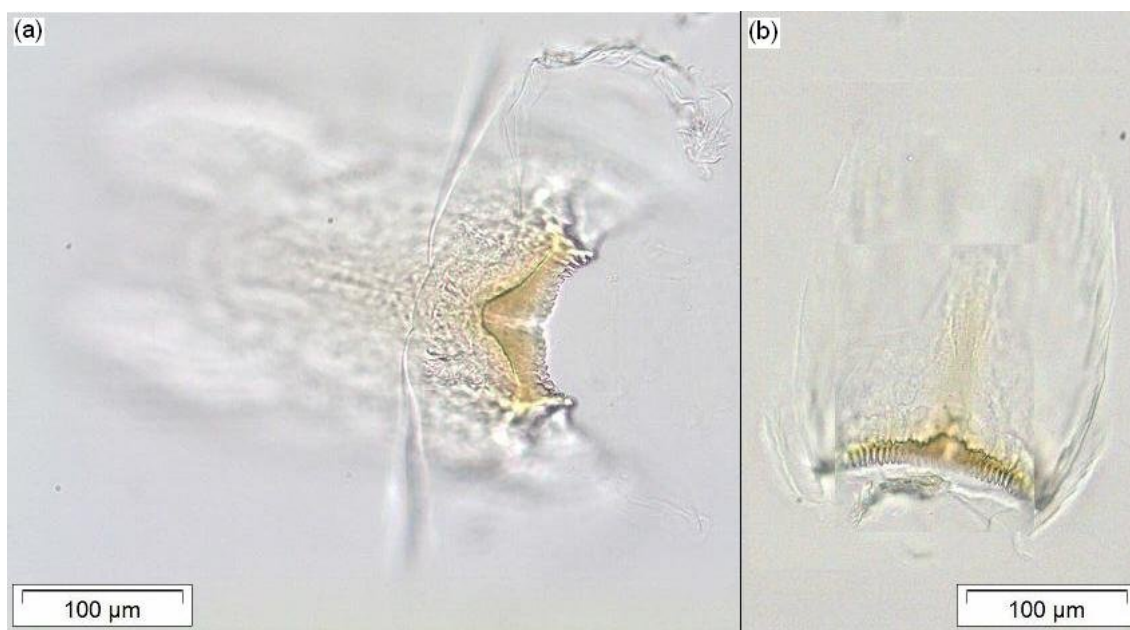


FIGURA 17 - MANDÍBULAS INFERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 1,67mm E 1,68mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

Em paralarvas de *A. nodosa* de 2,60mm CM (Figura 18a) e de *O. vulgaris* de 2,65mm CM (Figura 18b) a diferença no desenvolvimento da mandíbula inferior se mostra ainda mais acentuada. Os dentes ainda funcionais em *O. vulgaris* já sumiram quase por completo da mandíbula de *A. nodosa*, cuja pigmentação já se apresenta mais intensa. A mandíbula de *A. nodosa* apresenta formato mais alongado e um

início de verticalização, característica de indivíduos adultos, enquanto que a de *O. vulgaris* se mostra ainda muito semelhante à mandíbula de uma paralarva. Nas paralarvas deste tamanho de *A. nodosa* já é possível observar as linhas de crescimento no bico, o que não acontece com *O. vulgaris*, e nota-se também a diferença na pigmentação do rosto de *A. nodosa*, o que evidencia que ainda não houve o colapso completo do rosto (Figura 18a).

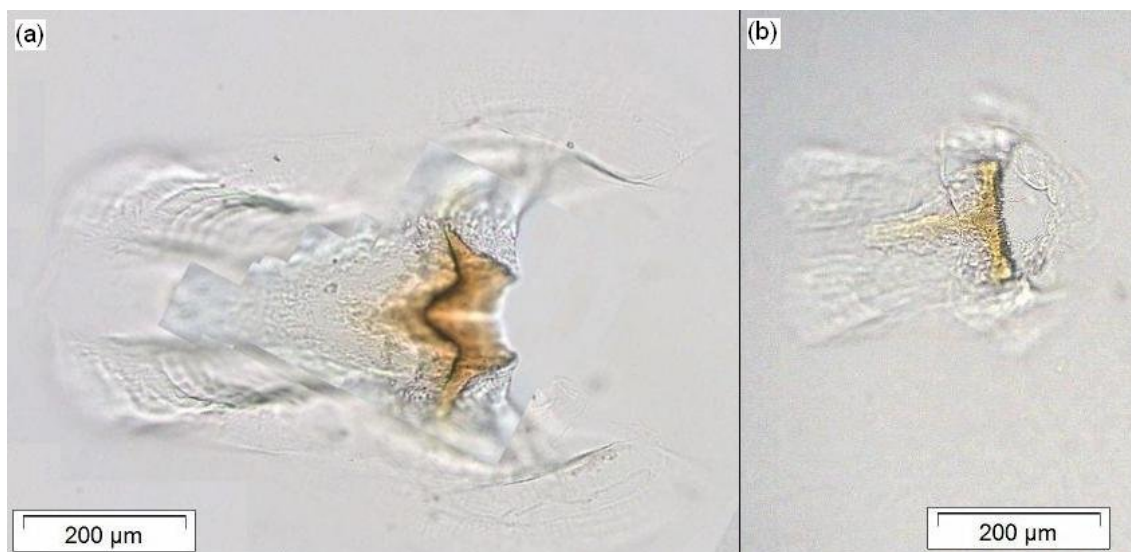


FIGURA 18 - MANDÍBULAS INFERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 2,60mm E 2,65mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

Em paralarvas de *A. nodosa* de 3,14mm CM (Figura 19a) e de *O. vulgaris* de 3,28mm CM (Figura 19b) reafirma-se a diferenciação no desenvolvimento das mandíbulas inferiores das espécies. A mandíbula de *A. nodosa* mostra-se numa fase transitória entre a de uma paralarva e de um indivíduo adulto, enquanto que a de *O. vulgaris* ainda se parece mais com a mandíbula de uma paralarva. *A. nodosa* apresenta rosto com protrusão, o qual ainda não é colabado, devido à presença de uma fenda, enquanto que *O. vulgaris* ainda possui dentes. A pigmentação é escura em *A. nodosa* e clara em *O. vulgaris*, ambas ocorrendo na região do capuz e rosto. Vale frisar que as Figuras 19a e 19b possuem escalas diferentes, e que o aparente tamanho da Figura 19b deve ser levado em conta como sendo 2,5 vezes menor em relação ao da Figura 19a.

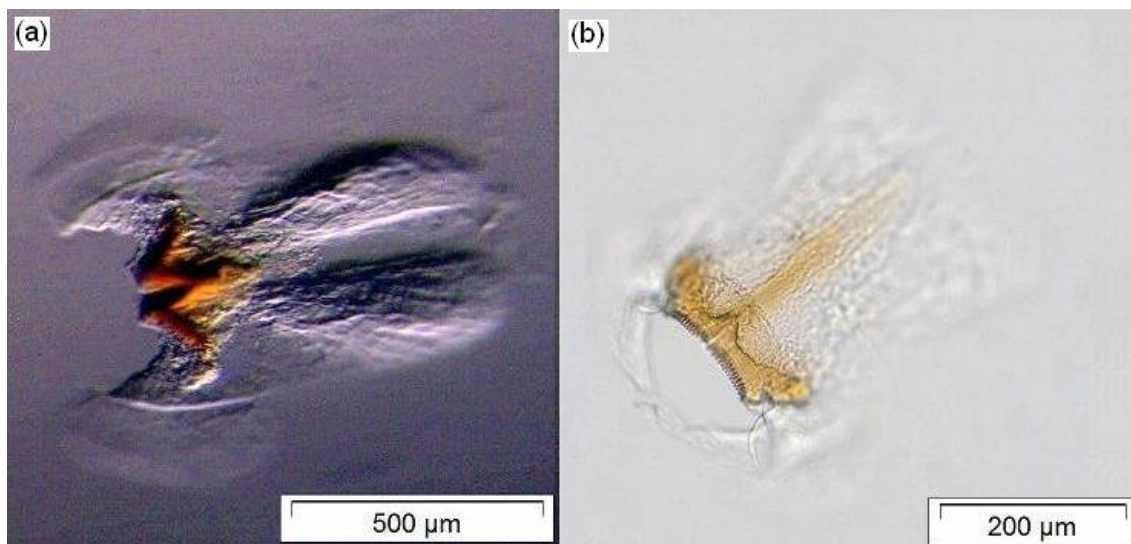


FIGURA 19 - MANDÍBULAS INFERIORES DE PARALARVAS DE (a) *Argonauta nodosa* E DE (b) *Octopus vulgaris* DE 3,14mm E 3,28mm CM, RESPECTIVAMENTE. ESCALA NAS IMAGENS

3.3.2.1 Comprimento do Manto (CM)

Diferenças significativas (p -valor = 0,4036) não foram encontradas para o CM (Figura 20a), sendo que a média para *Octopus vulgaris* foi de 2616,55µm e para *Argonauta nodosa* foi de 2356,21µm (Tabela 5).

3.3.2.2 Comprimento do Capuz (CC)

A diferença nas médias de CC é muito significativa (p -valor = 0,0071) (Figura 20b), sendo que a de *Argonauta nodosa* (379,59µm) é mais que o dobro da de *Octopus vulgaris* (171,02µm) (Tabela 5).

3.3.2.3 Comprimento do Rostro (CR)

Não foi encontrada diferença significativa (p -valor = 0,1384) (Figura 20c) entre as médias de CR de *Octopus vulgaris* (-11,14µm) e *Argonauta nodosa* (3,89µm) (Tabela 5).

3.3.2.4 Amplitude da Mandíbula (AM)

A média de AM para *Octopus vulgaris*, de 132,76µm (Tabela 5), não foi significativamente diferente (p-valor = 0,5925) (Figura 20d) da de *Argonauta nodosa*, de 141,67µm.

3.3.2.5 Abertura da Asa (AA)

Foi encontrada diferença significativa (p-valor = 0,0165) entre as médias de AA (Figura 20e) de *Octopus vulgaris* (176,07µm) e *Argonauta nodosa* (277,23µm) (Tabela 5), sendo esta quase 1,5x o valor da primeira.

3.3.2.6 Comprimento da Asa (CA)

A média de CA de *Argonauta nodosa* foi significativamente diferente (p-valor = 0,0147) da de *Octopus vulgaris* (Figura 20f), tendo o valor da primeira (309,63µm) sido quase igual ao dobro do da segunda (155,52µm) (Tabela 5).

3.3.2.7 Largura da Asa (LA)

A diferença encontrada entre as médias de LA foi muito significativa (p-valor = 0,0082) (Figura 20g), sendo que a de *Argonauta nodosa* (143,65µm) foi mais do que o dobro da de *Octopus vulgaris* (63,17µm) (Tabela 5).

3.3.2.8 Comprimento da Crista (CCR)

A diferença nas médias de CCR entre *Octopus vulgaris* (289,24µm) e *Argonauta nodosa* (531,78µm) (Tabela 5) foi muito significativa (p-valor = 0,0085) (Figura 20h).

3.3.2.9 Comprimento da Base (CBS)

Foi encontrada diferença muito significativa (p-valor = 0,0063) (Figura 20i) entre os valores da média de CBS para *Octopus vulgaris* (369,29µm) e *Argonauta nodosa* (695,19µm) (Tabela 5).

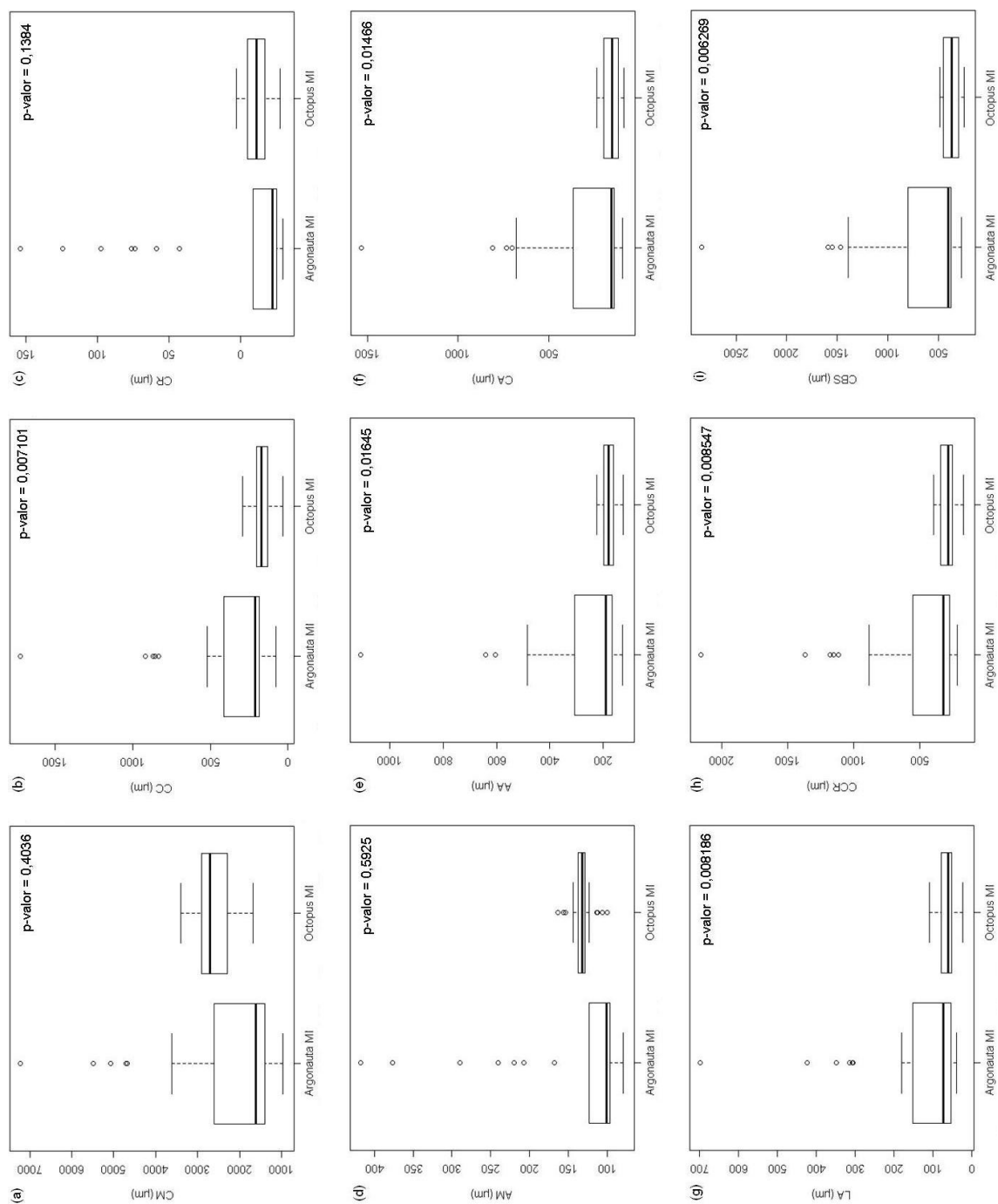


FIGURA 20 – TESTE t COMPARANDO AS MÉDIAS DAS ESTRUTURAS DA MANDÍBULA INFERIOR ENTRE PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* E *Octopus vulgaris*: (a) COMPRIMENTO DO MANTO (CM); (b) COMPRIMENTO DO CAPUZ (CC); (c) COMPRIMENTO DO ROSTRO (CR); (d) AMPLITUDE DA MANDÍBULA (AM); (e) ABERTURA DA ASA (AA); (f) COMPRIMENTO DA ASA (CA); (g) LARGURA DA ASA (LA); (h) COMPRIMENTO DA CRISTA (CCR); (i) COMPRIMENTO DA BASE (CBS)

4 DISCUSSÃO

Cerca de 550 espécies de cefalópodes são conhecidas na atualidade, e pelo menos sete mil outras existiram ao longo da história evolutiva da classe, algumas delas tendo sido os animais marinhos mais abundantes de sua época (Russell-Hunter, 1983). Segundo Nesis (1975), os cefalópodes da atualidade podem ser divididos em cinco grupos ecológicos, de acordo com o tipo de ambiente ocupado (forma de vida): nectônicos, bentônicos, nectobentônicos, bentopelágicos e planctônicos (Figura 53), existindo também tipos de transição. Apenas lulas Oegopsida apresentam forma de vida nectônica, podendo ser nerito-oceânicas ou completamente oceânicas. As lulas Myopsida e as sépias, que ainda desovam junto ao fundo oceânico, como seus ancestrais, são espécies nectobentônicas. As espécies com formas de vida verdadeiramente bentônicas são encontradas apenas entre os Octopodidae, tendo evoluído a partir do modo de vida bentopelágico dos polvos cirrados. Cada um destes quatro grupos originou formas planctônicas, e o sucesso evolutivo da classe foi favorecido pela manutenção da flutuabilidade neutra e pela transição da desova junto ao fundo para a desova em meia-água. A mudança para uma forma de vida planctônica foi o caminho principal da especialização em lulas e polvos, e essa transição pode ser bem observada nos Argonautidae, uma das únicas famílias pelágicas, ao contrário das outras, que são encontradas em grandes profundidades.

Os primeiros cefalópodes eram animais bentônicos, e foi quando surgiu um mecanismo rígido de controle de flutuabilidade (concha parcialmente preenchida por um fluido leve), que as espécies evoluíram para formas de vida bentopelágicas. Com o aparecimento dos amonóides, quando a concha se tornou mais leve e o desenvolvimento passou a ter um estágio de paralarva no ambiente planctônico, iniciou-se a transição do ambiente bentopelágico para os ambientes nectobentônico e/ou bentônico. Concomitantemente ao surgimento dos belemnóides a concha migrou para o interior do corpo e desenvolveu-se um manto muscular e o mecanismo de propulsão a partir do funil e do manto, possibilitando o aparecimento e consolidação da forma de vida nectobentônica. Os cefalópodes recentes surgiram a partir da rejeição da flutuabilidade passiva em lulas e polvos, e a evolução progressiva do grupo segue três linhas principais, correspondentes às formas de vida nectônica, nectobentônica e bentônica.

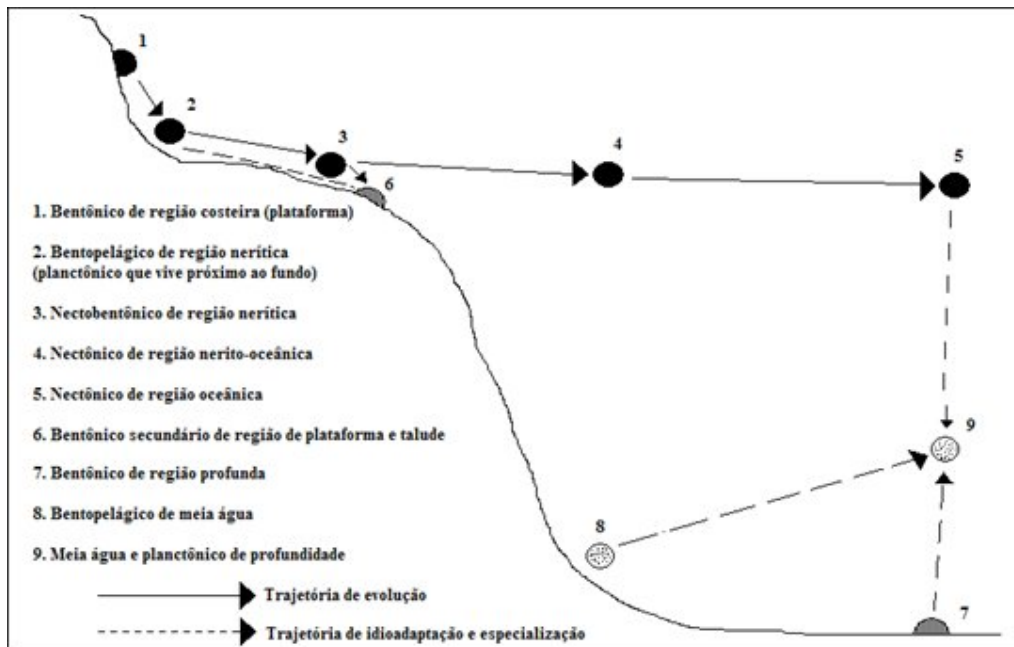


FIGURA 21 – DESENVOLVIMENTO EVOLUCIONÁRIO DO NECTON E OS TIPOS DE AMBIENTE OCUPADOS PELOS CEFALÓPODES
 FONTE: ADAPTADO DE NESIS (1978)

A mudança nos ambientes ocupados pelos cefalópodes selecionou as espécies com características corporais mais adaptadas a esses novos habitats. Ao longo da evolução foi possível ver, como citado acima, o surgimento da concha, sua conseqüente diminuição e internalização e seu desaparecimento nas espécies atuais de polvos. Outra estrutura corporal que apresentou mudanças marcadas foi o bico.

Estudos de Kaiser e Lehmann (1971) e Lehmann (1976, 1981) com fósseis de Ammonoidea da era Mesozóica indicam que a morfologia das mandíbulas destes animais apresentava grandes variações nas estruturas internas, mineralogia e tamanho relativo entre tamanho das mandíbulas e da concha. Lehmann (1981) classificou os aparatos mandibulares dos amonóides em três morfotipos principais em relação à mandíbula inferior, alertando ainda para a existência de fases intermediárias. São eles o *anaptychus*, que apresenta mandíbulas quitinosas, pontiagudas e univalves, com comprimentos parecidos e ausência de calcificação, sendo o morfotipo encontrado na maioria dos cefalópodes atuais; o *aptychus*, no qual nota-se a presença de uma cavidade na porção anterior (crista) da mandíbula inferior, que apresenta o maior comprimento, divisão anteroposterior da mandíbula superior em duas paredes laterais e calcificação na região externa da mandíbula

inferior; e o *rhynchaptychus*, que possui calcificação em ambas as mandíbulas, semelhante ao que se observa nas espécies de *Nautilus*, mas que aparentemente está restrito às espécies de *Lytoceratacea*.

Tanabe (1983) encontrou nos registros fósseis de algumas espécies de amonóides as mesmas ondulações concêntricas, ou anéis de crescimento, que podem ser observadas nos cefalópodes atuais. Os anéis de crescimento apresentavam intervalo regular entre elas, sendo esse espaço e a quantidade de ondulações variável de acordo com a espécie. O autor também observou que o fato da mandíbula superior estar dividida em duas paredes laterais na região posterior significa uma redução na área de aderência dos músculos, o que sugere que as propriedades mecânicas da mandíbula superior eram mais fracas que as da inferior. Juntando a isso o fato de que, em algumas espécies, as mandíbulas superiores eram menores que as inferiores, tem-se um cenário em que a mandíbula superior pode ter tido uma menor participação na alimentação do que a mandíbula inferior.

Segundo Lehmann (1988) tanto as mandíbulas quanto as rádulas de cefalópodes fósseis indicam que eles eram, em geral, carnívoros, e Lehmann e Weitschat (1973) e Lehmann (1975) afirmam que eles se alimentavam principalmente de presas pequenas e de baixa mobilidade, como ostracodos, foraminíferos, crinóides e, em quantidades consideráveis, membros menores de sua própria ordem.

Uma outra função que não a de alimentação foi sugerida para o bico por Lehmann e Kulicki (1990), que argumentaram que um amonóide, quando ameaçado por um predador, poderia retrair a cabeça para dentro de sua concha e inclinar a mandíbula inferior para cima, de forma que a grossa placa calcária desta fechasse a abertura da concha e protegesse o animal contra um ataque.

Os cefalópodes da atualidade possuem mandíbulas quitinosas, as quais, embora sofram desgaste ao longo da vida do animal, são altamente resistentes à erosão por ácidos, e acabam permanecendo no estômago dos seus predadores. Os rostros das mandíbulas inferior e superior funcionam juntos como um par de tesouras quando movimentados pelos músculos mandibulares (Kear, 1994; Uyeno e Kier, 2005, 2007), sendo que o da mandíbula superior é proeminente na maioria das espécies, e durante a mordida se move para baixo ao longo da parte de dentro da mandíbula inferior (Boletzky, 2007), sem que as paredes laterais de ambas se encostem, apenas a superfície dos rostros (Uyeno e Kier, 2007). O formato das

mandíbulas varia bastante entre os cefalópodes, em especial o da mandíbula inferior (Nixon, 1988), e entre as duas mandíbulas de uma mesma espécie, sendo que a superior possui um capuz pronunciado, um rostro pontiagudo e paredes laterais de ampla área superficial, enquanto que a inferior se caracteriza pelas asas e pelo formato arredondado da região do rostro (Uyeno e Kier, 2005). Apesar de muito delicadas as paralarvas já exibem as partes típicas do bico de um adulto, como o capuz e rostro na mandíbula superior e o capuz e asas na mandíbula inferior (Clarke e Maddock, 1988), mas o seu formato é apenas remotamente semelhante ao de um adulto.

As mandíbulas de paralarvas recém-eclodidas apresentam grande variação de formato e tamanho, em parte devido ao tamanho da própria paralarva, que por sua vez depende do tamanho do ovo do qual ela eclodiu (Boletzky, 1974). Tal variação fez com que novas medidas fossem sugeridas no presente estudo para caracterizar o bico das paralarvas. Um exemplo das diferenças encontradas é a asa na mandíbula inferior, que em adultos assume formato tridimensional, e em paralarvas é apenas bidimensional, não podendo ser mensurada da forma proposta por Clarke (1986).

Segundo Nixon (1988), o bico das paralarvas recém-eclodidas já possui forma e função especializados, e no decorrer do tempo irá endurecer e aumentar a abrangência de suas áreas cortantes. Se há ocorrência de dentição na paralarva, está será gasta e sumirá após a fase de crescimento pós-eclosão (Harman e Young, 1985). A presença de dentes na mandíbula inferior foi observada em paralarvas de Brachioteuthidae (*Brachioteuthis* sp., com CM de até 7mm) (Young, Harman e Mangold, 1985); Ommastrephidae (*Eucleoteuthis luminosa*, com CM menor que 5,5mm; *Ornithoteuthis volatilis*, com CM menor que 4,2mm; e *Todarodes pacificus*, com CM menor que 2,9mm) (Wakabayashi *et al.*, 2002; Shigeno *et al.*, 2001); Octopodidae (*Octopus vulgaris*) (Boletzky, 1974; Nixon e Mangold, 1996; Villanueva e Norman, 2008); e Loliginidae (*Loligo pealei*) (Boletzky, 1974). Nas duas últimas espécies citadas acima também foram observados dentes na mandíbula superior das paralarvas. Neste estudo foi possível documentar dentição em ambas as mandíbulas tanto para *Argonauta nodosa* quanto para *Octopus vulgaris*. A presença de dentes ocorreu desde o menor CM de *A. nodosa* (0,96mm) até um tamanho entre 2,60mm e 3,14mm e em todos os tamanhos analisados para *O. vulgaris* (1,68mm –

3,40mm). Não existe na literatura menção a dentes na mandíbula superior de paralarvas de *Argonauta nodosa*, sendo este o primeiro trabalho a relatá-los.

Nessas espécies a presença de dentes no bico é observada nas paralarvas, mas não nos adultos (Kasugai, Shigeno e Ikeda, 2004). Segundo Villanueva e Norman (2008), indivíduos de *Octopus vulgaris* vão perdendo as pontas de alguns dentes, provavelmente gastos durante a alimentação. Estes autores acreditam que a erosão dos dentes parece ser um estágio na transição para os bicos grossos, quitinizados e de pigmentação escura de juvenis de *O. vulgaris*, que não apresentam dentes e têm rostros mais característicos de indivíduos adultos, sendo esta mudança morfológica associada ao assentamento ao bentos. Todos os indivíduos de *O. vulgaris* do presente estudo encontravam-se na faixa de idade entre 0 e 36 dias, e todos apresentaram dentes em suas mandíbulas. Se a presença de dentes na espécie realmente for um indicativo do período de mudança do ambiente pelágico para o bentônico, então os resultados sugerem que a idade de 36 dias corresponde ainda ao estágio de paralarva para *O. vulgaris*, como previsto por Villanueva, Nozais e Boletzky (1995), que afirmam que pouco se sabe sobre esse estágio inicial de desenvolvimento da espécie, apenas que as paralarvas vivem no ambiente pelágico durante um ou dois meses antes de se tornarem bentônicos. Os indivíduos de *Argonauta nodosa* do presente estudo apresentaram dentes em suas mandíbulas até o CM de 2,60mm. Não há na literatura informações sobre mudanças morfológicas e/ou comportamentais relacionadas à perda da dentição em *A. nodosa*, entretanto esse processo provavelmente deve estar associado ao período de transição entre os estágios de paralarva e juvenil.

Segundo Villanueva e Norman (2008), não se sabe exatamente qual a função dos dentes presentes nas mandíbulas de paralarvas, mas algumas hipóteses já foram propostas. Boletzky (1974) acredita que a função esteja relacionada ao rápido descarte de presas planctônicas. O autor também sugere que, apesar da ausência de evidências, a presença de dentes em paralarvas pode estar relacionada ao modo de vida planctônico, já que, por exemplo, paralarvas bentônicas de Sepioidea apresentam bico já semelhante ao de um adulto, e as espécies cujas paralarvas planctônicas possuem dentes são encontradas entre os Octopodidae e Teuthoidea – vale lembrar que a perda dos mesmos está relacionada à mudança do hábito planctônico para bentônico em espécies como *Octopus vulgaris*. Já Kasugai, Shigeno e Ikeda (2004) fizeram observações detalhadas do processo de digestão

externa de alimento pelas paralarvas de *Octopus* e sugerem que os dentes podem ser úteis para retirar a carne semi-digerida da presa (crustáceo) de seu exoesqueleto. Essa relação entre presença de dentição em paralarvas e remoção de tecido muscular de exoesqueleto pode ser exemplificada pelos estudos com paralarvas de *Octopus vulgaris* (Hernández-García, Martín e Castro, 2000) e *Loligo vulgaris* (Boletzky, 1974), que possuem dentes nos bicos e performam digestão externa durante alimentação por zoeae de caranguejos e misidáceos. Vidal (2003) também mostrou que as paralarvas pós-eclosão de *Loligo opalescens* realizam digestão externa, após a qual estendem a massa bucal e a inserem no exoesqueleto de crustáceos durante a ingestão.

Segundo Hernández-García, Piatkowski e Clarke (1998), o capuz é uma das partes mais robustas da mandíbula superior e recobre um de seus músculos (denominado músculo mandibular superior (SMM) por Uyeno e Kier (2007)), cuja extensão envolve as paredes laterais embaixo do capuz e cujo rápido crescimento permitirá uma rápida adaptação à ingestão de fragmentos de alimento maiores à medida que o animal cresce. Os autores concluem então que é de se esperar um rápido incremento em tamanho dessas duas regiões do bico. Os resultados deste trabalho estão de acordo com essa predição, uma vez que os índices de crescimento alométrico entre CM e comprimento do capuz obtidos para a mandíbula superior de ambas as espécies foram, além de superiores a 1 (o que indica que o capuz cresceu mais rápido que o CM), os maiores encontrados na comparação das estruturas da mandíbula superior com o CM. Na mandíbula inferior a região do capuz também permite a adesão de um músculo (músculo mandibular anterior segundo Uyeno e Kier (2007)), caracterizando-se como região de importância para o funcionamento eficiente da alimentação. Os resultados obtidos demonstraram que estas estruturas crescem mais rapidamente que o CM.

O crescimento da parede lateral, cuja área também serve de suporte para a musculatura da massa bucal (músculo mandibular lateral, segundo Uyeno e Kier (2007)), foi avaliado neste trabalho através das medidas de comprimento (CMS) e largura da mandíbula superior (LMS), e os valores obtidos para o crescimento alométrico entre o CMS e o CM para *A. nodosa* e *O. vulgaris* também corroboram a hipótese de que o aumento na estrutura da parede lateral ocorre mais rápido que o aumento de tamanho da paralarva, de forma a melhorar a eficiência alimentar da mesma. O crescimento entre LMS e CM de ambas as espécies foi isométrico. Os

índices de crescimento alométrico obtidos entre o comprimento do capuz e o comprimento da mandíbula superior e o CM foram os únicos que apresentaram alometria positiva para as estruturas do bico em *O. vulgaris*, sugerindo que o capuz e a parede lateral podem estar diretamente relacionados à alimentação, e poderiam determinar o tamanho dos fragmentos de presa que podem ser ingeridos. As medições obtidas para a abertura da parede lateral (APL) não foram utilizadas como indicativos de crescimento das paredes laterais.

Na mandíbula inferior o aumento nas paredes laterais em *A. nodosa* e *O. vulgaris* foi avaliado a partir da comparação dos valores de crescimento dos comprimentos da crista (CCR) e da base (CBS) em relação ao do CM, todos os índices apontando o crescimento mais rápido das estruturas do bico, fortalecendo a sugestão de que essas regiões são importantes para uma melhora na alimentação.

Hernández-García, Piatkowski e Clarke, (1998) também descrevem o crescimento do rostro na mandíbula superior como comparativamente mais lento que o do capuz e paredes laterais, uma vez que ele sofre erosão ao longo da vida e é utilizado apenas para fatiar o alimento. Assim sendo, o tamanho da presa a ser escolhida dependerá mais das dimensões do capuz e das paredes laterais do que do tamanho do rostro. O valor de crescimento alométrico entre o CM e o comprimento do rostro obtido para *Octopus vulgaris* está em concordância com essa afirmação, uma vez que indica que o crescimento do rostro foi mais lento que o da paralarva em si. A redução da função do rostro nesta espécie pode ser devido à ocorrência da pré-digestão externa, como suposto por Daly (1996) para *Pareledone polymorpha*, que utiliza as glândulas salivar posteriores para digerir parcialmente suas presas antes da ingestão e, possivelmente em decorrência disto, apresenta um rostro pequeno e delicado. Ela também sugere que o bico dessa espécie possa ter se especializado para explorar tipos de alimento não bentônicos, como eufasiáceos na coluna d'água logo acima do assoalho oceânico. Nixon (1986) também afirma que houve uma mudança na captura e ingestão de presas pequenas inteiras para a ingestão apenas da carne desta, parte digerível da presa, e que essa mudança foi acompanhada pela redução no tamanho dos bicos e do complexo bucal de cefalópodes.

O valor de crescimento alométrico entre o CM e o comprimento do rostro encontrado para *Argonauta nodosa* vai contra o previsto, pois revela que o rostro cresceu mais rápido que o CM. Os resultados da mesma comparação na mandíbula

inferior seguiram o mesmo padrão, mostrando que o rostro cresceu mais lentamente em *O. vulgaris* e mais rápido em *A. nodosa*. Tal resultado pode indicar uma possível função para o rostro na espécie que não exista em outros polvos bentônicos, como *O. vulgaris*, mas pouco se sabe sobre os hábitos alimentares dos Argonautidae, excluindo-se observações na natureza como a de Okutani (1960), que encontrou duas fêmeas de *Argonauta boettgeri* se alimentando de pterópodes. As presas (o tamanho de uma era maior que o de seu predador) apresentavam as conchas praticamente vazias (parte mole do tecido foi quase toda ingerida) e com um buraco em forma de cone que, segundo o autor, parecia ter sido feito pelo bico dos cefalópodes. É possível que, na ausência de dentes, os indivíduos da espécie se utilizem de um rostro mais pronunciado para poder cavar tais buracos nas conchas de suas presas. Há relatos de que espécies de *Octopus* também fazem buracos nas conchas de suas presas, mas trabalhos como o de Nixon, Maconnacchie e Howell (1980) afirmam que os fazem com a rádula e as glândulas salivares. Segundo os autores esse é um processo de raspagem mecânica pela rádula, que pode ser facilitado por secreções químicas liberadas das glândulas salivares para dissolver a concha. Hanlon e Messenger (1996) afirmam que polvos adultos injetam saliva pelos buracos que perfuram em conchas de crustáceos, bivalves e moluscos, mas que o fazem próximo ao local onde estas oferecem substrato de fixação para os músculos, de forma que a saliva aja nesta região. A saliva contém enzimas que pré-digerem a presa, facilitando a remoção da carne de dentro da concha, que em seguida será macerada pelo bico e pela rádula para que possa ser sugada pelo indivíduo, que dessa forma rejeita o exoesqueleto (Hernández-García, Martín e Castro, 2000) e evita os gastos metabólicos que gerariam a digestão do mesmo (Nixon, 1987).

Foram obtidas também medidas da amplitude da mandíbula, tanto para a superior quanto para inferior, definida como a região onde começa ou a protrusão do bico ou a denteção em paralarvas. Os valores do índice alométrico nas mandíbulas superior e inferior para *O. vulgaris* e *A. nodosa* indicaram que o crescimento desta estrutura foi mais lento que o do CM, uma segunda indicação de que o crescimento do rostro não é de vital importância na alimentação da paralarva de *O. vulgaris*.

Na mandíbula inferior, segundo Boucaud-Camou e Boucher-Rodoni (1983), as asas oferecem suporte para os fortes músculos que formam a parede da massa bucal. Essas estruturas desempenham função semelhante à do capuz na mandíbula superior, e espera-se que seu crescimento seja mais rápido que o do CM, de forma

a possibilitar uma alimentação mais eficaz. No presente estudo o desenvolvimento da asa foi avaliado a partir de medições de seu comprimento (CA) e largura (LA), uma vez que nas paralarvas as asas não apresentam projeção vertical como nos adultos. Os valores de crescimento alométrico encontrados tanto para *A. nodosa* quanto para *O. vulgaris* confirmam tal suposição. Para ambas as espécies, assim como foi verificado para o crescimento do capuz na mandíbula superior, esses valores foram os maiores coeficientes encontrados na comparação do crescimento de cada estrutura da mandíbula com o do CM, com exceção de *A. nodosa*, cujo maior valor foi obtido para o crescimento do rostro (seguido pelos valores de LA e CA, respectivamente). A medida da região de abertura da asa (AA) não foi utilizada neste trabalho como parâmetro para avaliar o crescimento da asa.

Uma das mudanças mais importantes na ontogenia do bico é o desenvolvimento da pigmentação (através da adição de camadas de quitina) (Mangold e Fiorini, 1966), cujo grau permite inferir sobre a dureza das mandíbulas: quanto mais pigmentado (varia de transparente a marrom-preto), mais robusto o bico (Castro e Hernández-García, 1995; Hernández-García, Piatkowski e Clarke, 1998). Um bico fortalecido permite que os cefalópodes predem animais cada vez maiores, mais fortes e de estruturas mais duras, como carapaças de maior complexidade, o que impacta na escolha da dieta e no comportamento alimentar dos indivíduos (Castro e Hernández-García, 1995). Uyeno e Kier (2007) descrevem essa relação, afirmando que as áreas mais robustas das mandíbulas de *Octopus bimaculoides* são de coloração amarronzada, escura e opaca, ou pretas; as partes menos grossas são de uma tonalidade sombreada em marrom; e as partes mais finas e flexíveis são amareladas ou transparentes.

Para as espécies deste estudo encontrou-se um padrão similar de pigmentação, no qual os indivíduos de maior CM apresentavam-na mais forte e com maior área de abrangência, restrita à região do rostro nas menores paralarvas e à região do capuz e rostro em ambas as mandíbulas de paralarvas com CM maior que 1,67mm, com exceção do indivíduo de 7,22mm de CM de *A. nodosa*, que apresentou na mandíbula inferior pigmentação em pequena área na asa, logo abaixo do capuz. Estas características se intensificavam gradualmente conforme aumentava o tamanho da paralarva. Os resultados também são semelhantes aos encontrados por Hernández-García (2003) para indivíduos juvenis da lula *Todaropsis eblanae*, cujo bico apresentou pigmentação apenas na região do rostro.

Segundo Clarke (1980) a pigmentação do bico é um processo contínuo, inicialmente presente apenas na região do rostro, posteriormente extendendo-se do capuz para as paredes laterais e asas. Ao estudar o crescimento e processo de pigmentação dos bicos da lula *Todaropsis eblanae* Hernández-García (2003) observou que não havia pigmentação nas margens externas, que são as regiões de crescimento. Neste estudo observou-se também ausência de pigmentação nas bordas das mandíbulas, sendo estas regiões as mais flexíveis (camada menor de quitina), o que leva a inferir que são mesmo regiões de expansão do bico.

Uma característica em particular observada neste estudo e que deve ser discutida é o não colabamento do rostro nas mandíbulas inferiores de ambas as espécies (Figura 23). Em *Argonauta nodosa* o rostro só se apresentou colabado em indivíduos de CM a partir de 4,71mm, ainda assim com pigmentação mais fraca, um indício de menores níveis de quitinização, e em *Octopus vulgaris*, cujo maior CM avaliado foi de 3,40mm, não foi possível observar o colabamento do rostro. Ao estudar paralarvas de *Todarodes pacificus*, Shigeno *et al.* (2001) observaram que nos indivíduos de até 2mm de CM a mandíbula superior se dividia em duas na periferia, sem apresentar dentição. Essa característica é considerada como uma situação de desenvolvimento do bico por Boletzky (1971). Bainy (2006) também notou presença de uma linha a primitiva ao longo da crista parede lateral na mandíbula superior de paralarvas de *Illex argentinus*, além da ausência do capuz e do rostro. Quando as paralarvas atingiam um CM entre 3 e 4mm essa linha se fechava, ocorrendo a colabação do capuz e o surgimento do rostro.

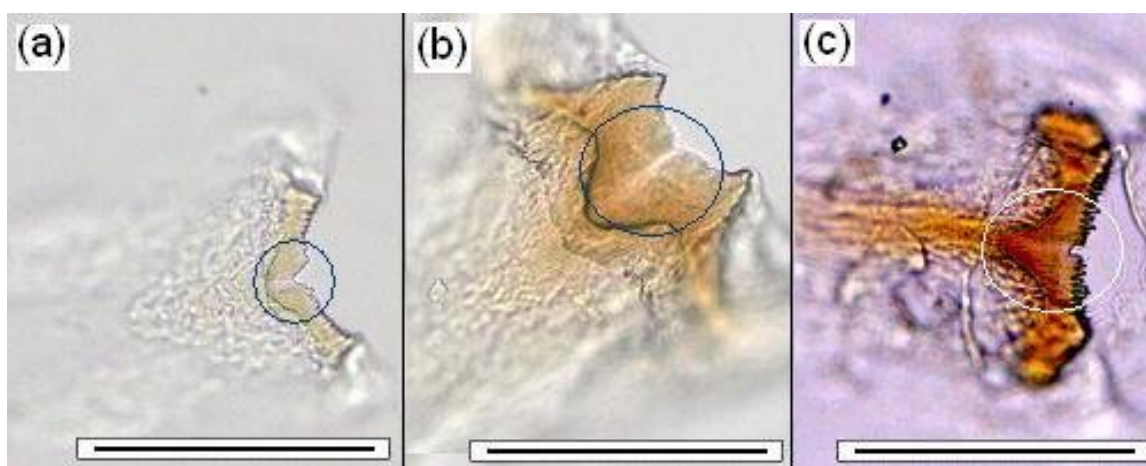


FIGURA 22 – DETALHE DO NÃO COLABAMENTO DO ROSTRO, INDICADO PELO CÍRCULO, EM PARALARVAS DE *Argonauta nodosa* ((a) E (b)) E *Octopus vulgaris* ((c)) DE CM DE (a) 1,18mm; (b) 2,60mm; (c) 3,40mm. ESCALA: 200µm

Essa característica ontogenética poderia ser relacionada à mandíbula superior do morfotipo aptychus de registros fósseis de cefalópodes, na qual as paredes laterais encontravam-se separadas em duas regiões distintas. Essas mandíbulas superiores evoluíram ao longo do tempo dos morfotipos aptychus e rhynchaptychus (e dos de transição entre estes) para anaptychus, isto é, de uma configuração “bivalve” para “univalve”. Isso provavelmente se deu devido à necessidade de alimentação das espécies ao longo de sua evolução. Na época em que surgiram, os cefalópodes eram animais pesados, de locomoção lenta, e se alimentavam de animais pequenos e também lentos (Lehmann e Weitschat, 1973; Lehmann, 1975), ou até mesmo de animais bentônicos, no caso de espécies que não conseguiam se movimentar verticalmente na coluna d'água. A partir do momento que esses animais começaram a apresentar conchas menores e mais leves, que os proporcionava maior mobilidade na coluna d'água, uma vantagem adaptativa, eles começaram a preda animais diferentes, mais velozes e de ingestão mais difícil. Nesse momento as mandíbulas menos frágeis, mais resistentes e funcionais foram selecionadas, e estas características se fixaram nas espécies. A colabação do capuz nas mandíbulas superiores de adultos de *Todarodes pacificus* e *Illex argentinus*, assim como a do rostro na mandíbula inferior de adultos de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris*, entre outros, proveria uma maior área de conexão nas respectivas mandíbulas para os músculos da massa bucal (Tanabe, 1983), intensificando as propriedades mecânicas destes e, por consequência, permitindo que estes animais, à medida que se desenvolvem, tivessem um maior poder de predação sobre suas presas e elaborassem seu comportamento alimentar.

Outra semelhança citada entre as paralarvas de *Argonauta nodosa* e de *Octopus vulgaris* e os registros fósseis de amonóides se refere à presença de denticulos nas mandíbulas inferiores dos mesmos (Tanabe e Landman, 2002), mas pouco é discutido sobre tal característica.

Por que características ancestrais tão marcantes, como a bipartição da mandíbula superior e a presença de dentes na mandíbula inferior, seriam mantidas na fase inicial do ciclo de vida ao longo da evolução em algumas espécies de cefalópodes? Possivelmente devido à competição encarada por espécies com paralarvas planctônicas, como *Argonauta nodosa*, *Octopus vulgaris* e *Illex argentinus*, nos ambientes que ocupam durante as distintas fases de seu ciclo de vida. Em contraste com o que provavelmente ocorre em paralarvas que já nascem

maiores e com o mesmo hábito dos adultos, como em espécies de sépias, uma paralarva que ao eclodir é de pequeno tamanho e apresenta alimentação diferenciada (logo estruturas bucais distintas) dos adultos de sua espécie não precisaria competir com os mesmos, indivíduos maiores, mais fortes e mais capazes, pelo alimento disponível no hábitat ocupado. Tal competição pode ter sido o fator responsável pela manutenção das características primitivas nas paralarvas de cefalópodes que apresentam desenvolvimento planctônico no período pós-eclosão, o que permitiria uma dieta diversificada e diferenciada em relação à de organismos adultos, não apenas cefalópodes. Além de não ter que competir por recursos nutricionais, uma dieta baseada em presas mais simples e fáceis de capturar propiciou às paralarvas a possibilidade de ocupar o ambiente pelágico por um determinado tempo de seu desenvolvimento, evitando contato com adultos de sua espécie e alguns animais vertebrados, mantendo-as protegidas da predação por algum organismo maior enquanto procuravam seu próprio alimento.

Entretanto tal condição das mandíbulas de uma paralarva não atende as necessidades nutricionais de um cefalópode adulto. Os ambientes ocupados pelos adultos eram extremamente competitivos, e foram selecionados indivíduos com mandíbulas mais robustas e aptas para a predação, as quais permitiam a captura de presas de maior valor nutricional e possibilitavam o crescimento somático e desenvolvimento do indivíduo. Segundo Packard (1972), foram as relações de competição e predação entre vertebrados e cefalópodes as forças que ditaram a evolução dos coleóides. É exatamente a perda das características ancestrais das mandíbulas de uma paralarva à medida que o indivíduo se desenvolve e se adapta à predação que se nota na ontogenia de *Argonauta nodosa*. Em *Octopus vulgaris* não foi possível verificar a perda de características ancestrais como a presença de dentes, mas isso possivelmente se deve ao pequeno espectro de tamanhos de paralarvas obtidos para as análises. Seria necessário incluir no estudo paralarvas com CM maior que 3,40mm para verificar se o mesmo padrão obtido para *A. nodosa* ocorre nesta espécie.

A comparação do CM entre as paralarvas de *A. nodosa* e *O. vulgaris* não verificou diferenças significativas, isto é, o tamanho das paralarvas utilizados neste estudo foi o mesmo. Apesar da idade das paralarvas de *A. nodosa* ser desconhecida neste estudo, uma vez que estas foram obtidas no ambiente, sabe-se a idade das paralarvas de *O. vulgaris*, pois foram obtidas a partir de cultivo em laboratório. Os

quatro menores valores de CM obtidos para *O. vulgaris*, de 1,68mm, 1,75mm, 1,84mm e 1,87mm (Tabela 2), corresponderam à idade do dia 0 (zero), o que indica que esta é a faixa de tamanho de eclosão das paralarvas. Para *A. nodosa* foram analisadas, apenas neste estudo, 18 paralarvas com CM menor que o encontrado para as paralarvas recém-eclodidas de *O. vulgaris*, tendo sido o menor valor de CM igual a 0,96mm. Supondo-se que o CM de 0,96mm seja o correspondente ao tamanho da menor idade de uma paralarva, os resultados indicam que o tamanho de eclosão das paralarvas de *A. nodosa* é bem menor que o das de *O. vulgaris*, quase metade. Segundo Sukhsangchan e Nabhitabhata (2007) as paralarvas recém-eclodidas de *Argonauta hians* medem aproximadamente 0,60mm de CM, e as de *Argonauta boettgeri*, segundo Nesis (1977), medem entre 0,85mm e 1,0mm de CM, o que indica que o menor CM de *A. nodosa* utilizado neste trabalho deve estar próximo ao de uma paralarva durante os primeiros dias de vida. Segundo Vidal, Fuentes e Silva (2010b), os valores de CM para paralarvas de 0 dia de *O. vulgaris* variam entre 2,18mm (Atlântico nordeste) e 2,21mm (Atlântico sudoeste), tamanhos um pouco maiores do que aqueles verificados neste estudo. Esta diferença pode ser resultado de pequenas variações genéticas nas diferentes populações da espécie.

Contrapondo-se ao fato de que os valores médios de CM foram semelhantes para *A. nodosa* e *O. vulgaris*, as comparações das estruturas das mandíbulas superior e inferior, em sua maioria, apresentaram diferença significativa, tendo *A. nodosa* obtido as maiores médias. Todas as estruturas que supostamente têm um papel importante na alimentação dos cefalópodes (capuz, paredes laterais e asas) se mostraram mais desenvolvidas em indivíduos de *A. nodosa* quando comparadas com as de tamanhos semelhantes de indivíduos de *O. vulgaris* (Figuras 14a, 14b, 15a, 15b, 16a, 16b, 18a, 18b, 19a, 19b, 20a, 20b). Esses resultados implicam que a necessidade de *A. nodosa* que seu bico seja funcional na alimentação é maior que a necessidade de *O. vulgaris*, isto é, que a presa da paralarva da primeira espécie poderia ser mais complexa ou mais forte que a presa da segunda. Pouco se sabe sobre a dieta de paralarvas de *A. nodosa*, e mais estudos sobre o comportamento alimentar destas serão necessários para que seja possível inferir sobre a natureza de sua presa.

Após a eclosão do ovo a paralarva de *Octopus vulgaris* é completamente planctônica durante várias semanas e comporta-se inicialmente como uma lula, sendo que mudará seu comportamento gradualmente (Hanlon e Messenger, 1996).

Durante este tempo as paralarvas experimentam dramáticas mudanças morfológicas e ecológicas relacionadas ao abandono da vida de natação no ambiente pelágico para a vida no substrato bentônico (Villanueva e Norman, 2008). É na época próxima à fase de recrutamento, e logo após, que os hábitos de *Octopus vulgaris* mudam, e o animal faz a transição do modo de vida pelágico para o bentônico em águas costeiras. A duração do período planctônico nas paralarvas de Octopodidae varia de acordo com a espécie e a temperatura do local onde se encontram (Villanueva e Norman, 2008).

Boletzky (1971) mencionou que a estrutura mandibular de cefalópodes juvenis está relacionada à sua estratégia de alimentação. Mudanças ontogenéticas na dieta e hábitos de *Illex coindetti* também foram relacionadas a mudanças morfológicas prévias nas estruturas bucais (Castro e Hernández-García, 1995). Segundo Hernández-García, Piatkowski e Clarke (1998), no estágio de paralarva as mandíbulas não atingiram o nível de desenvolvimento necessário para quebrar certas estruturas duras de suas presas, como exoesqueletos de crustáceos, uma vez que o bico não apresenta um rostro pontiagudo e o grau de pigmentação da quitina implica que as mandíbulas não são robustas o suficiente. Estes autores afirmam que estes dois fatores tem um impacto importante na escolha da dieta do *Octopus vulgaris* e em seu comportamento alimentar.

Hanlon e Messenger (1996) caracterizaram a alimentação das paralarvas como sendo substancialmente diferente do comportamento alimentar de adultos. Os autores afirmam que o tamanho da presa aumenta à medida que o cefalópode cresce, e que indivíduos maiores, além de mais rápidos e demonstrarem maior mobilidade, podem ter braços e ventosas mais desenvolvidos, de forma a segurar e manipular presas de maior força corporal. Segundo Boucher-Rodoni, Boucaud-Camou e Mangold (1987), os processos de alimentação e digestão sofrem mudanças ao longo do ciclo de vida dos cefalópodes, e a qualidade e quantidade de alimento variam em relação às eventuais transições do modo de vida planctônico para bentônico e do modo planctônico para um verdadeiramente nectônico. Boucaud-Camou e Boucher-Rodoni (1983) dizem ainda que as presas são diferentes durante o crescimento, pelo menos em relação ao tamanho, sendo que cefalópodes se alimentam de pequenos crustáceos nas fases iniciais de vida, após as quais a dieta envolve crustáceos de maior tamanho, peixes e outros. Segundo

Boletzky (1974) as paralarvas de adultos bentônicos podem ainda se alimentar de presas maiores que elas.

Boletzky (1977a) também afirma que as paralarvas planctônicas ingerem presas distintas daquelas que alimentam indivíduos adultos devido à mudança de ambiente e modo de vida experimentado pelas paralarvas quando estas adquirem um hábito bentônico, e segundo Boucher-Rodoni, Boucaud-Camou e Mangold, 1987 isso ocorre porque as presas disponíveis no plâncton diferem daquelas disponíveis nas comunidades bentônicas. As autoras dizem ainda que, no caso das paralarvas planctônicas que mudam gradualmente de habitat ao realizar migrações verticais ontogenéticas de centenas de metros pela coluna d'água, até se tornarem adultos nectônicos, as presas encontradas nas diferentes profundidades ocupadas durante o desenvolvimento são distintas, e que as dietas de adultos e juvenis estão sujeitas a variações sazonais na disponibilidade de alimento.

Segundo Summers (1983), em termos de posição trófica, cefalópodes provavelmente já nascem no terceiro nível trófico, e progridem um ou dois níveis ao longo do desenvolvimento. O autor afirma que o cálculo é obscurecido por cefalópodes que se alimentam de organismos que podem eles mesmos mudar de nível trófico, como os eufasiáceos, ou que se alimentam de animais detritívoros (caranguejos, no caso de *Octopus*), e que os cefalópodes parecem nunca atingir o topo da cadeia alimentar, pois alguns vertebrados se alimentam até mesmo dos maiores cefalópodes. Russel-Hunter (1983) também afirma que os cefalópodes são organismos dominantes do quarto e quinto níveis tróficos em muitas teias alimentares marinhas. Segundo Cherel e Hobson (2005), informações sobre a posição trófica de um animal podem ser obtidas analisando-se a assinatura do isótopo $\delta^{15}\text{N}$ em seus tecidos. Os autores encontraram um aumento progressivo no valor de $\delta^{15}\text{N}$ à medida que os indivíduos de *Kondakovia longimana* (CM de $33 \pm 12\text{mm}$, $119 \pm 28\text{mm}$ e $503 \pm 47\text{mm}$, respectivamente) e de *Moroteuthis ingens* aumentavam em tamanho. Tais resultados corroboram a hipótese de que a alimentação de paralarvas é distinta daquela dos adultos, e que o nível trófico da presa ingerida aumenta conforme o tamanho de seu predador.

Passarella e Hopkins (1991) examinaram o conteúdo estomacal de 57 paralarvas de Octopodidae coletadas no Golfo do México entre 0 e 900m e observaram que os tipos de presas mais freqüentes foram os eufasiáceos (53% dos estômagos) e moluscos não-cefalópodes (23%), além de ostracodos, anfípodes,

crustáceos decápodes e peixes. Estudos como o acima citado, de análises de conteúdo estomacal, se fazem difíceis em espécies como *Octopus vulgaris*, que ingerem alimento já pré-digerido, sendo esta a razão da pequena quantidade de estudos sobre a dieta de paralarvas em seu ambiente natural (Villanueva e Norman, 2008).

Paralarvas de *Enteroctopus dofleini* já foram descritas posicionadas com a região oral em direção à superfície da água, utilizando-se da tensão superficial da água para manterem-se no lugar (Hanlon e Messenger, 1996). Marliave (1981) especulou que as paralarvas desta espécie podem se alimentar do neuston (pequenos organismos que se encontram na película superficial de água) durante os primeiros dias de vida, e Boletzky (1987) indica que este comportamento também pode existir nas paralarvas de *Octopus vulgaris*.

Segundo Nesis (1977), argonautas são considerados planctívoros, entretanto informações sobre seu hábito alimentar são praticamente inexistentes. O autor também comenta sobre o conteúdo estomacal de *A. boettgeri*, composto por restos (fragmentos de concha, opérculo e dentes radulares) de moluscos pelágicos como heterópodes, pterópodes e, com menor frequência, cefalópodes. Apesar de pertencerem a famílias diferentes, é possível observar que ambas as espécies *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris* se alimentam de uma variedade de espécies de moluscos e crustáceos.

Segundo Hernández-García (2003), o estudo do desenvolvimento do bico durante a ontogenia dos cefalópodes pode oferecer novas perspectivas na compreensão da ecologia da classe. Vecchione *et al.* (2001) acreditam que o valor de estudos sobre estratégias de vida excede o conhecimento adquirido sobre a espécie estudada: enquanto os objetivos primários possam incluir respostas sobre a reprodução ou dinâmica de populações dessa espécie em particular, tais estudos devem primar pela distinção de padrões gerais, os quais podem ser utilizados na compreensão dos organismos em seus ecossistemas.

Este estudo visou contribuir para tal obtendo informações sobre as características dos bicos de paralarvas de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris* e relacionando-as com possíveis adaptações ambientais experimentadas por ambas ao longo do processo evolucionário e biológico, como a transição de ambientes que deu origem aos cinco grupos ecológicos e as modificações comportamentais e estruturais decorrentes das mudanças em modo de alimentação, tipo de presa

disponível e ascensão de nível trófico na teia alimentar, respectivamente. Foi possível observar que a estrutura mandibular destas espécies certamente está relacionada à sua estratégia de alimentação e reflete tanto características evolutivas dos cefalópodes em geral quanto o ambiente no qual estão inseridas (oceânico e costeiro, respectivamente). Os resultados obtidos representam informações importantes e inéditas sobre a morfologia funcional dos bicos nos primeiros estágios do ciclo de vida das espécies estudadas.

5 CONCLUSÕES

- As mandíbulas de paralarvas, apesar de já exibirem estruturas típicas de um adulto, apresentam formato pouco similar a este;
- Nenhuma das espécies estudadas aparenta ter um padrão de dentição nas paralarvas;
- O capuz e as paredes laterais na mandíbula superior e o capuz e as asas na mandíbula inferior são as estruturas mais robustas do bico, e possuem função importante na alimentação. Seu crescimento mais rápido permite uma adaptação à ingestão de fragmentos de alimento maiores à medida que o animal cresce;
- As estruturas abertura da parede lateral (APL) e amplitude da mandíbula (AM) não fornecem dados úteis sobre o crescimento relativo das estruturas do bico em relação ao CM da paralarva;
- A redução do tamanho e função do rostro em *O. vulgaris* pode estar relacionada à ocorrência de pré-digestão externa;
- É possível que, na ausência de dentes, os indivíduos maiores de *A. nodosa* se utilizem de um rostro mais pronunciado para poder perfurar as conchas de suas presas;
- O padrão de pigmentação das espécies foi similar, tendo os indivíduos de menor CM apresentado pigmentação mais fraca com menor área de abrangência, características que aumentaram gradualmente conforme o desenvolvimento da paralarva;
- O não colapamento do rostro nas mandíbulas inferiores de paralarvas de *A. nodosa* e *O. vulgaris* nos estágios iniciais do ciclo de vida e a presença de dentes nas mandíbulas inferiores podem estar relacionados às características do bico de cefalópodes ancestrais. A conservação dessas características nas paralarvas de espécies atuais provavelmente ocorreu para evitar a competição destas com indivíduos maiores pelo alimento disponível, permitindo que elas seguissem uma dieta diversificada e diferenciada. Além de não ter que competir por recursos nutricionais, uma dieta baseada em presas mais simples e fáceis de capturar permitiu às paralarvas ocupar

ambientes diferentes daqueles dos adultos de sua espécie e de alguns animais vertebrados, ficando assim protegidas da predação destes. Ao longo do processo evolutivo foram selecionados indivíduos que, apesar de possuírem mandíbulas com características ancestrais na fase de paralarva, apresentavam-nas mais robustas e aptas para a predação na fase adulta, o que permitia a captura de presas de maior valor nutricional e possibilitava o crescimento do indivíduo;

- Todas as estruturas do bico que supostamente têm um papel importante na alimentação das paralarvas se mostraram mais desenvolvidas em indivíduos de *A. nodosa* quando comparadas com as de indivíduos de tamanhos semelhantes de *O. vulgaris*. Pouco se sabe sobre a dieta de paralarvas de *A. nodosa*, e mais estudos sobre o comportamento alimentar destas serão necessários para que seja possível inferir sobre a natureza de suas presas.
- O estudo do desenvolvimento do bico durante a ontogenia de *Argonauta nodosa* e *Octopus vulgaris* pode oferecer novas perspectivas na compreensão da ecologia destas espécies;
- Os resultados obtidos representam informações importantes e inéditas sobre a morfologia funcional dos bicos nos primeiros estágios do ciclo de vida das espécies estudadas.

6 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Arkhipkin e Bjorke (2000) afirmam que marcas geradas no período de crescimento pós-embriônico nos estatólitos de cefalópodes refletem mudanças drásticas das condições de vida em relação à profundidade e outros parâmetros ambientais, e segundo Laptikhovsky, Arkhipkin e Golub (1993) e Arkhipkin, Jereb e Ragonese (1999), estas marcas possivelmente também refletem uma mudança no modo de alimentação e de atividade reprodutiva, respectivamente. Pesquisas que conciliem informações sobre o comportamento, habitat e alimentação de paralarvas e adultos e sobre a reprodução de uma espécie com dados sobre os estatólitos desses indivíduos podem gerar informações inéditas e muito mais abrangentes sobre as espécies estudadas, uma vez que será possível relacionar uma marca de estatólito a algum tipo de mudança ocorrendo durante a ontogenia do indivíduo.

Durante o presente estudo observou-se que a técnica de extração dos bicos, como citada no item 2.2, é ideal apenas para indivíduos adultos de cefalópodes. Em paralarvas a dissolução no hipoclorito de sódio, mesmo que diluído em água destilada, acarreta no enfraquecimento e despigmentação das mandíbulas, podendo dificultar a obtenção dos dados (mandíbulas ficam ainda mais difíceis de manusear, pois quebram mais facilmente) e, até mesmo, influenciar os resultados obtidos (como uma caracterização falsa da pigmentação das mandíbulas ou impossibilidade de contar o número de dentes devido à sua descoloração – resultados duvidosos obtidos durante este estudo não foram inclusos nas análises). Dessa forma seria interessante que se pesquisasse alguma outra substância capaz de separar as mandíbulas de paralarvas dos outros componentes de sua massa bucal, especialmente do esôfago e dos lábios, estruturas que por vezes não foram dissolvidas por completo pelo hipoclorito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARKHIPKIN, A. I.; BJORKE, H. (2000). Statolith shape and microstructure as indicators of ontogenetic shifts in the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) from the Norwegian Sea. **Polar Biology**, v. 3, p. 1 – 10.

ARKHIPKIN, A. I.; JEREB, P.; RAGONESE, S. (1999). Checks in the statolith microstructure of the short-finned squid, *Illex coindetti* from the Strait of Sicily (central Mediterranean). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, v. 79, p. 1091 – 1096, *apud* BOLETZKY, S. V. (2003). Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 143 – 203.

BAINY, M. C. R. S. (2006). **Morfologia e morfometria dos bicos de paralarvas da lula *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae)**. 35p. Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas) – Fundação Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande.

BOLETZKY, S. V. (1971). Mandibules denticulées chez les larves des teuthoidés et des octopodes. Compte Rendu de l'Academie de Sciences, v. 272, p. 2904 – 2906, *apud* WAKABAYASHI, T.; SAITO, K.; TSUCHIYA, K.; SEGAWA, S. (2002). Descriptions of *Eucleoteuthis luminosa* (Sasaki, 1915) and *Ornithoteuthis volatilis* paralarvae in the northwestern Pacific. **Venus**, vol. 60, p. 237 – 260.

BOLETZKY, S. V. (1974). The larvae of Cephalopoda: a review. **Thalassia Jugoslavica**, v. 10, p. 45 – 76.

BOLETZKY, S. V. (1977a). Developmental constraints and heterochrony: a new look at offspring size in cephalopod molluscs. **Geobios**, v. 21, p. 267 – 275.

BOLETZKY, S. V. (1977b). Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. Symposia of the Zoological Society of London, v. 38, p. 557-567, *apud* VILLANUEVA, R.; NORMAN, M. D. (2008). Biology of the Planktonic Stages of Benthic Octopuses. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 46, p. 105-202.

BOLETZKY, S. V. (1987). Juvenile behaviour. In: Cephalopod Life Cycles, volume 2 – comparative reviews. Academic Press, p. 45 – 84.

BOLETZKY, S. V. (1992). Evolutionary aspects of development, life style, and reproductive mode in incirrate octopods (Mollusca, Cephalopoda). Revue Suisse de Zoologie, v. 99, p. 755-770, *apud* VILLANUEVA, R.; NORMAN, M. D. (2008). Biology of the Planktonic Stages of Benthic Octopuses. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 46, p. 105-202.

BOLETZKY, S. V. (2003). Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 143 – 203.

BOLETZKY, S. V. (2007). Origin of the lower jaw in cephalopods: a biting issue. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 81, n. 3, p. 328 – 333.

BOUCAUD-CAMOU, E.; BOUCHER-RODONI, R. (1983). Feeding and digestion in Cephalopods. In: The Mollusca, volume 5 – Physiology, part 2. Academic Press, p. 149 – 187.

BOUCHER-RODONI, R.; BOUCAUD-CAMOU, E.; MANGOLD, K. (1987). Feeding and digestion. In: Cephalopod Life Cycles, volume 2 – comparative reviews. Academic Press, p. 85 – 108.

CALOW, P. (1987). Fact and theory - an overview. In: BOYLE, P. R. Cephalopod life cycles. v. 2. London: Academic Press. p. 351-365.

CASTRO, J. J.; HERNÁNDEZ-GARCÍA, V. (1995). Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behaviour and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetti*. **Scientia Marina**, Barcelona, v. 59, p. 347 – 355.

CHEREL, Y.; HOBSON, K. A. (2005). Stable isotopes, beaks and predators – a new tool to study the trophic ecology of cephalopods. **Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences**, v. 272, p. 1601 – 1607.

CLARKE, M. R. (1980). Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology. **Discovery Rep.**, v. 37, p. 1 – 324.

CLARKE, M. R. (1986). **A handbook for the identification of cephalopod beaks**. Oxford, UK: Clarendon Press.

CLARKE, M. R.; MADDOCK, L. (1988). Beaks of living coleoid Cephalopoda. In: The Mollusca. **12. Paleontology and Neontology of Cephalopods**. Clarke, M. E. and E. R. Trueman (Eds). San Diego; Academic Press: 123 – 131, *apud* OGDEN, R. S.; ALLCOCK, A. L.; WATTS, P. C.; THORPE, J. P. (1998). The role of beak shape in octopodid taxonomy. **South African Journal of Marine Science**, vol. 20, p. 29 – 36.

DALY, H. I. (1996). Ecology of the Antarctic octopus *Pareledone* from the Scotia Sea. Ph.D. thesis, University of Aberdeen: 169 pp, *apud* OGDEN, R. S.; ALLCOCK, A. L.; WATTS, P. C.; THORPE, J. P. (1998). The role of beak shape in octopodid taxonomy. **South African Journal of Marine Science**, vol. 20, p. 29 – 36.

FAURE, V.; INEJIH, C. A.; DEMARCQ, H. ; CURY, P. (2000). The importance of retention processes in upwelling areas for recruitment of *Octopus vulgaris*: the example of the Arguin Bank (Mauritania). **Fisheries Oceanography**, v. 9, p. 343-355.

GONZÁLEZ, A. F.; OTERO, J.; GUERRA, A.; PREGO, R.; ROCHA, F. J.; DALE, A. W. (2005). Distribution of common octopus and common squid paralarvae in a wind-driven upwelling area (Ria of Vigo, northwestern Spain). **Journal of Plankton Research**, v. 27, p. 271-277).

GUERRA, A.; ROURA, A.; GONZÁLEZ, A. F.; PASCUAL, F.; CHEREL, I.; PÉREZ-LOSADA, M. (2010). Morphological and genetic evidences that octopus from Amsterdam and Saint Paul Islands Waters (southern Indian Ocean) is *Octopus vulgaris*. *ICES Journal of Marine Science*, v. 67, p. 0-10, *apud* VIDAL, E. A. G.; FUENTES, L.; SILVA, L. B. (2010b). Defining *Octopus vulgaris* populations: a comparative study of the morphology and chromatophore pattern of paralarvae from Northeastern and Southwestern Atlantic. **Fisheries Research**, v. 106, p. 199 – 208.

HANLON, R. T.; MESSENGER, J. B. (1996). **Cephalopod behaviour**. United Kingdom: Cambridge University Press.

HARMAN, R. F.; YOUNG, R. E. (1985). The larvae of Ommastrephidae squids (Cephalopoda, Teuthoidea) from Hawaiian waters. **Vie et Milieu**, v. 34, n. 3/4, p. 211 – 222, *apud* KASUGAI, T.; SHIGENO, S.; IKEDA, Y. (2004). Feeding and external digestion in the Japanese pigmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). **Journal of Molluscan Studies**, vol. 70, p. 231 – 236.

HEEGER, T.; PIATKOWSKI, U.; MÖLLER, H. (1992). Predation on jellyfish by the cephalopod *Argonauta argo*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 88, p. 293-296.

HERNÁNDEZ-GARCÍA, V. (2003). Growth and pigmentation process of the beaks of *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae). **Berliner Paläobiologie Abhandlungen**, v. 3, p. 131-140.

HERNÁNDEZ-GARCÍA, V.; MARTÍN, A. M.; CASTRO, J. J. (2000). Evidence of external digestion of crustaceans in *Octopus vulgaris* paralarvae. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, vol. 80, p. 559 – 560.

HERNÁNDEZ-GARCÍA, V.; PIATKOWSKI, U.; CLARKE, M. R. (1998). Development of the darkening of *Todarodes sagittatus* beaks and its relation to growth and reproduction. **South African Journal of Marine Sciences**, vol. 20, p. 363 – 373.

KAISER, P.; LEHMANN, U. (1971). Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates Rezenten und Fossiler Cephalopoden, *apud* TANABE, K. (1983). The Jaw Apparatuses of Cretaceous Desmoceratid Ammonites. **Paleontology**, v. 26, p. 677 – 686.

KASUGAI, T.; SHIGENO, S.; IKEDA, Y. (2004). Feeding and external digestion in the Japanese pigmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). **Journal of Molluscan Studies**, vol. 70, p. 231 – 236.

KEAR, (1994). Morphology and function of the mandibular muscles in some coleoid cephalopods, *apud* HANLON, R. T.; MESSENGER, J. B. (1996). **Cephalopod behaviour**. United Kingdom: Cambridge University Press.

LACAZE-DUTHIERS, H. (1892). Observation d'un argonaute de la Méditerranée. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, v. 10, p. 37-56, *apud* BOUCAUD-CAMOU, E.; BOUCHER-RODONI, R. (1983). Feeding and digestion in Cephalopods. In: *The Mollusca*, volume 5 – Physiology, part 2. Academic Press, p. 149 – 187.

LAMPRELL, K. L.; SCHELTEMA, A. M.; HEALY, J. M.; GOWLETT-HOLMES, LU, C. C. (2001). **Zoological Catalogue of Australia Volume 17.2 – Mollusca**. Australia: CSIRO Publishing / Australian Biological Resources Study (ABRS).

LAPTIKHOVSKY, V. V.; ARKHIPKIN, A. I.; GOLUB, A. A. (1993). Larval age, growth and mortality in the oceanic squid *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the eastern tropical Atlantic. *Journal of Plankton Research*, v. 15, p. 375 – 384, *apud* BOLETZKY, S. V. (2003). Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 143 – 203.

LEHMANN, U. (1975). Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten, *apud* LEHMANN, U. (1988). On the Dietary Habits and Locomotion of Fossil Cephalopods. In: *Cephalopods – Present and Past*, p. 633 – 640.

LEHMANN, U. (1976). Ammoniten, *apud* TANABE, K. (1983). The Jaw Apparatuses of Cretaceous Desmoceratid Ammonites. **Paleontology**, v. 26, p. 677 – 686.

LEHMANN, U. (1981). Ammonite Jaw Apparatus And Soft Parts, *apud* TANABE, K. (1983). The Jaw Apparatuses of Cretaceous Desmoceratid Ammonites. **Paleontology**, v. 26, p. 677 – 686.

LEHMANN, U. (1988). On the Dietary Habits and Locomotion of Fossil Cephalopods. In: *Cephalopods – Present and Past*, p. 633 – 640.

LEHMANN, U.; KULICKI, C. (1990). Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula, *apud* TANABE, K.; LANDMAN, N. H. (2002). Morphological Diversity of the Jaws of Cretaceous Ammonoidea. In: *Cephalopods – Present and Past*, p. 157 – 165.

LEHMANN, U.; WEITSCHAT, W. (1973). Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten, *apud* LEHMANN, U. (1988). On the Dietary Habits and Locomotion of Fossil Cephalopods. In: *Cephalopods – Present and Past*, p. 633 – 640.

MANGOLD, K. (1983). *Octopus vulgaris*. In: BOYLE, P. R. (1987). *Cephalopod Life Cycles*, p. 335 – 364. London: Academic Press.

MANGOLD, K.; FIORINI, P. (1966). Morphologie et biométrie des mandibules des quelques céphalopodes Méditerranéens. *Vie Millieu, Ser.A*, vol. 17, p. 1139 – 1196, *apud* HERNÁNDEZ-GARCÍA, V.; PIATKOWSKI, U.; CLARKE, M. R. (1998). Development of the darkening of *Todarodes sagittatus* beaks and its relation to growth and reproduction. **South African Journal of Marine Sciences**, vol. 20, p. 363 – 373

MARLIAVE, J. B. (1981). Neustonic feeding in early larvae of *Octopus dofleini* (Wülker). *Veliger*, v. 23, p. 350 – 351, *apud* NIXON, M. (1987). Cephalopod diets. In: *Cephalopod Life Cycles*, volume 2 – comparative reviews. **Academic Press**, p. 201 – 219.

MORENO, A.; SANTOS, A.; PIATKOWSKI, U.; SANTOS, A. M. P.; CABRAL, H. (2009). Distribution of cephalopod paralarvae in relation to the regional oceanography of the western Iberia. **Journal of Plankton Research**, v. 31, p. 73-91.

NESIS, K. N. (1975). Evolution of ecological groups (life forms) in recent cephalopods. In: Selected Translated Publications of Kir N. Nesis Cephalopod Publications, 1965 – 1994, vol. 1, part 1. (2003). Smithsonian Institution Libraries, p. 359 – 362.

NESIS, K. N. (1977). The biology of paper nautilus, *Argonauta boettgeri* and *A. hians* (Cephalopoda, Octopoda), in the western Pacific and the seas of the East Indian Archipelago. **Zoologicheskii Zhurnal**, v. 56, p. 1004-1014.

NESIS, K. N. (1978). Evolutionary history of the nekton. In: Selected Translated Publications of Kir N. Nesis Cephalopod Publications, 1965 – 1994, vol. 1, part 2. (2003). Smithsonian Institution Libraries, p. 486 – 502.

NESIS, K. N. (1987). **Cephalopods of the world**. New Jersey: T. F. H. Publications. 351pp.

NIXON, M. (1980). The salivary papilla of *Octopus* as an accessory radula for drilling shells. **Journal of Zoology**, v. 190, p. 53-57, *apud* BOUCAUD-CAMOU, E.; BOUCHER-RODONI, R. (1983). Feeding and digestion in Cephalopods. In: The Mollusca, volume 5 – Physiology, part 2. Academic Press, p. 149 – 187.

NIXON, M. (1986). Capture of prey, diet and feeding of *Sepia officinalis* and *Octopus vulgaris* from hatching to adult (Mollusca: Cephalopoda). *Vie et Millieu*, v. 35, p. 255 – 261, *apud* NIXON, M. (1987). Cephalopod diets. In: Cephalopod Life Cycles, volume 2 – comparative reviews. **Academic Press**, p. 201 – 219.

NIXON, M. (1987). Cephalopod diets. In: Cephalopod Life Cycles, volume 2 – comparative reviews. **Academic Press**, p. 201 – 219.

NIXON, M. (1988). The buccal mass of fossil and recent Cephalopoda, *apud* BOLETZKY, S. V. (2003). Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 143 – 203.

NIXON, M. (1998). The radulae of Cephalopoda. In: SWEENEY, M.J.; VOSS, N. A.; VECCHIONE, M.; TOLL, R. B. (1998). Systematics and Biogeography of Cephalopods, v1. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. p. 39-53.

NIXON, M.; MANGOLD, K. (1996). The early life of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae) in the plankton and at settlement: a change in lifestyle. *Journal of Zoology*, vol. 239, p. 301 – 327, *apud* KASUGAI, T.; SHIGENO, S.; IKEDA, Y. (2004). Feeding and external digestion in the Japanese pigmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). **Journal of Molluscan Studies**, vol. 70, p. 231 – 236.

NIXON, M.; MACONNACCHIE, E.; HOWELL, P. G. T. (1980). The effects of drilling by *Octopus* on shells. **Journal of Zoology**, v. 191, p. 75 – 88.

OKUTANI, T. (1960). *Argonauta boettgeri* preys on *Cavolinia tridentata*. **Venus**, v. 21, n. 1, p. 39 – 41.

OTERO, J.; ÁLVAREZ-SALGADO, X. A.; GONZÁLEZ, A. F.; MIRANDA, A.; GROOM, S. B.; CABANAS, J. M.; CASAS, G.; WHEATLEY, B.; GUERRA, A. (2008). Bottom-up control of common octopus *Octopus vulgaris* in the Galician upwelling system, northeast Atlantic Ocean. **Marine Ecology Progress Series**, v. 362, p. 181-192.

PACKARD, A. (1972). Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biology Review*, vol. 47, n. 2, p. 241 – 307, *apud* YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M.; DONOVAN, D. T. (1998). The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. **South African Journal of Marine Science**, v. 20, p. 393-420.

PASSARELLA, K. C.; HOPKINS, T. L. (1991). Species composition and food habits of the micronektonic cephalopod assemblage in the eastern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, v. 49, p. 638 – 659.

RAYA, C. P.; HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, C. L. (1998). Growth lines within the beak microstructure of the octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. **South African Journal of Marine Science**, v. 20, p. 135 – 142.

RUSSELL-HUNTER, W. D. (1983). Overview: Planetary distribution of and ecological constraints upon the Mollusca. In: *The Mollusca*. **6. Ecology**. San Diego: Academic Press, p. 1-27.

SHIGENO, S.; KIDOKORO, H.; GOTO, T.; TSUCHIYA, T.; SEGAWA, S. (2001). Early ontogeny of the Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) with special reference to its characteristic morphology and ecological significance. **Zoological Science**, vol. 18, p. 1011 – 1026.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. (1981). **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 3rd ed. New York: W. H. Freeman and Company, 859pp.

SUKHSANGCHAN, C.; NABHITABHATA, J. (2007). Embryonic development of Muddy Paper Nautilus, *Argonauta hians* Lightfoot, 1786, from Andaman Sea, Thailand. **Kasetsart Journal Natural Science**, v. 41, p. 531 – 538.

SUMMERS, W. C. (1983). Physiological and trophic ecology of cephalopods. In: *The Mollusca*, volume 6. Academic Press, p. 261 – 279.

SWEENEY, M. J.; ROPER, C. F. E.; MANGOLD, K. M.; CLARKE, M. R.; BOLETZKY, S. V. (1992). **“Larval” and Juvenile Cephalopods: A Manual for Their Identification**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

TANABE, K. (1983). The Jaw Apparatuses of Cretaceous Desmoceratid Ammonites. **Paleontology**, v. 26, p. 677 – 686.

TANABE, K.; LANDMAN, N. H. (2002). Morphological Diversity of the Jaws of Cretaceous Ammonoidea. In: Cephalopods – Present and Past, p. 157 – 165.

TUNNICLIFFE, V. (1988). Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the Eastern Pacific Ocean, *apud* HANLON, R. T.; MESSENGER, J. B. (1996). **Cephalopod behaviour**. United Kingdom: Cambridge University Press.

UYENO, T. A.; KIER, W. M. (2005). Functional morphology of the cephalopod buccal mass: a novel joint type. **Journal of Morphology**, vol. 264, p. 211 – 222.

UYENO, T. A.; KIER, W. M. (2007). Electromyography of the buccal musculature of octopus (*Octopus bimaculoides*): a test of the function of the muscle articulation in support and movement. **The Journal of Experimental Biology**, vol. 210, p. 118 – 128.

VAZ-PIRES, P.; SEIXAS, P.; BARBOSA, A. (2004). Aquaculture potential of the common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797): a review. **Aquaculture**, v. 238, p. 221-238.

VECCHIONE, M. (1998). Ontogenetic Characters and Cephalopod Systematics. In: SWEENEY, M.J.; VOSS, N. A.; VECCHIONE, M.; TOLL, R. B. (1998). Systematics and Biogeography of Cephalopods, v. 1. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, p. 39-53.

VECCHIONE, M.; ROPER, C. F. E.; SWEENEY, M. J.; LU, C. C. (2001). Distribution, relative abundance and developmental morphology of paralarval cephalopods in the western North Atlantic Ocean. NOAA Technical Report NMFS 152, **Scientific Paper for Fishery Bulletin**, U.S. Department of Commerce. Seattle, Washington.

VIDAL, E. A. G. (2003). Feeding and digestion in squid paralarvae. In: Abstracts of biology, recruitment and culture of Cephalopods, CIAC 2003, Phuket, Thailand, p. 117, *apud* KASUGAI, T.; SHIGENO, S.; IKEDA, Y. (2004). Feeding and external digestion in the Japanese pigmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). **Journal of Molluscan Studies**, vol. 70, p. 231 – 236.

VIDAL, E. A. G.; HAIMOVICI, M.; HACKBART, V. (2010a). Distribution of paralarvae and small juvenile cephalopods in relation to primary production in an upwelling area off southern Brazil. **ICES Journal of Marine Science**, v. 67, p. 1346 – 1352.

VIDAL, E. A. G.; FUENTES, L.; SILVA, L. B. (2010b). Defining *Octopus vulgaris* populations: a comparative study of the morphology and chromatophore pattern of paralarvae from Northeastern and Southwestern Atlantic. **Fisheries Research**, v. 106, p. 199 – 208.

VILLANUEVA, R.; NORMAN, M. D. (2008). Biology of the Planktonic Stages of Benthic Octopuses. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 46, p. 105-202.

VILLANUEVA, R.; NOZAIS, C.; BOLETZKY, S. V. (1995). The planktonic life of octopuses. **Nature**, v. 377, p. 107.

VOIGHT, J. R. (1998). An Overview Of Shallow-Water Octopus Biogeography. In: SWEENEY, M.J.; VOSS, N. A.; VECCHIONE, M.; TOLL, R. B. (1998). Systematics and Biogeography of Cephalopods, v. 2. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, p. 549 – 559.

WAKABAYASHI, T.; SAITO, K.; TSUCHIYA, K.; SEGAWA, S. (2002). Descriptions of *Eucleoteuthis luminosa* (Sasaki, 1915) and *Ornithoteuthis volatilis* paralarvae in the northwestern Pacific. **Venus**, vol. 60, p. 237 – 260.

WOOD, J. B. (1995). The Cephalopod Page. **Argonauta nodosa**, **Paper nautilus**. Disponível em: <http://www.thecephalopodpage.org/Argo.php>. Acesso em 27 de fevereiro de 2010.

YOUNG, J. Z. (1960). Observations on Argonauta and especially its method of feeding. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 133, p. 471-479, *apud* BOUCAUD-CAMOU, E.; BOUCHER-RODONI, R. (1983). Feeding and digestion in Cephalopods. In: The Mollusca, volume 5 – Physiology, part 2. Academic Press, p. 149 – 187.

YOUNG, R. E. (1972). Brooding in a bathypelagic octopus. **Pacific Science**, v, 26, p. 400-404.

YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F. (1988). “Larva”, “paralarva” and “subadult” in cephalopod terminology. **Malacologia**, v. 29, n. 1, p. 201 – 207.

YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F.; MANGOLD, K. (1985). The eggs and larvae of *Brachioteuthis* sp. (Cephalopoda: Teuthoidea) from Hawaiian waters. *Vie et Millieu*, vol. 35, p. 203 – 209, *apud* KASUGAI, T.; SHIGENO, S.; IKEDA, Y. (2004). Feeding and external digestion in the Japanese pigmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). **Journal of Molluscan Studies**, vol. 70, p. 231 – 236.

YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M.; DONOVAN, D. T. (1998). The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. **South African Journal of Marine Science**, v. 20, p. 393-420.